yellow 3/4
9½ t.

QK1
.F418
1907
97

# FLORA

ODER

# ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

**97. BAND. JAHRGANG 1907. ERSTES HEFT.**

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

---

MIT 2 TAFELN UND 74 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1907.

ERSCHIENEN AM 28. DEZEMBER 1906.

13

SHOUT
SHARE
IT

# Inhaltsverzeichnis.

Seite

KÜSTER, ERNST, Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung. Mit 20 Textfiguren . . . 1—23

RENNER, O., Über Wachsdrüsen auf den Blättern und Zweigen von Ficus. Mit 16 Textfiguren . . . . . . . . . . . . . . . 24—37

GOEBEL, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 17. Nephrolepis Duffi. Mit 1 Textfigur . . . . . . . . . . . . 38—42

HEINRICHER, E., Zur Kenntnis der Farngattung Nephrolepis. Mit 2 Tafeln und 1 Textfigur . . . . . . . . . . . . . . 43—75

LORCH, WILHELM, Einige Bewegungs- und Schrumpfungserscheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser. Mit 20 Textfiguren . . . . . . . 76—95

LORCH, WILHELM, Das mechanische System der Blätter, insbesondere der Stämmchenblätter von Sphagnum. Mit 11 Textfiguren . . 96—106

PASCHER, ADOLF, A., Über auffallende Rhizoid- und Zweigbildungen bei einer Mougeotia-Art. Mit 3 Textfiguren . . . . . . 107—115

SCHOUTEN, S. L., Ein neuer und ein modifizierter Apparat zu pflanzenphysiologischen Demonstrationsversuchen. Mit 2 Textfiguren . 116—120

MOLISCH, HANS, Über das Gefrieren in Kolloiden . . . . . . . . 121—122

---

FR. GRUB, Verlag in STUTTGART.

Soeben erschien in zweiter, umgearbeiteter Auflage:

**Die chemische Energie der lebenden Zellen**

von Dr. **Oscar Loew,**

Professor der chemischen Pflanzenphysiologie an der kaiserl. Universität in Tokio.

Preis geheftet M. 3,—, elegant gebunden M. 4,—.

Bei dem zunehmenden Interesse an chemisch-physiologischen Fragen und an der Chemie der Eiweißkörper wird diese Schrift, welche die theoretische Chemie von heute als Mittel benützt, chemische Vorgänge in den Pflanzen zu beleuchten und eigenartige Substanzen in Pflanzen dem chemischen Verständnis näher zu bringen, vielen willkommen sein. Die Botaniker werden manche chemische Aufklärung finden, den Chemikern werden manche physiologische Vorgänge klarer werden. Auch Mediziner und Bakteriologen werden Belehrung daraus schöpfen können.

**Durch jede Buchhandlung zu beziehen.**

---

**N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung in Marburg.**

Bis auf weiteres liefern wir

**Pflanzenbiologische Schilderungen.**

Von

**K. Goebel.**

2 Teile. Mit 31 Tafeln und zahlreichen Holzschnitten.

Statt Mk. 38,— zu **Mk. 15,—.**

*Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage.*

Qf 43

# FLORA

ODER

# ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

## SIEBENUNDNEUNZIGSTER BAND.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 14 TAFELN UND 134 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1907.

Mo. Bot. Garden
1908

ALLE RECHTE VORBEHALTEN.

# Inhaltsverzeichnis.

Seite

EISENBERG, ELFRIEDE, Beiträge zur Kenntnis der Entstehungsbedingungen diastatischer Enzyme in höheren Pflanzen . . . . 347—374

GOEBEL, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 17. Nephrolepis Duffi. Mit 1 Textfigur . . . . . . . . . . . . . 38—42

GOEBEL, K., Archegoniatenstudien. XI. Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration von Riella und Sphaerocarpus. Mit 23 Abbildungen im Text . . . . . . . . . . . . . . . 192—215

HEINRICHER, E., Zur Kenntnis der Farngattung Nephrolepis. Mit 2 Tafeln und 1 Textfigur . . . . . . . . . . . . . 43—75

KANNGIESSER, FRIEDERICH, Über Lebensdauer der Sträucher. Mit 2 Abbildungen im Texte . . . . . . . . . . . . . . . 401—420

✓ KÖHLER, PAUL, Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen und der Bedingungen des Absterbens myzelialer Zellen von Aspergillus niger. Mit 10 Abbildungen im Texte . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 216—262

KÜSTER, ERNST, Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung. Mit 20 Textfiguren . . . 1—23

LINSBAUER, L. u. K., Laboratoriums-Notizen Mit 3 Abbildungen im Text . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 263—266

LINSBAUER, K., Über Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln. Mit Tafel IX u. X und 2 Abbildungen im Texte . 267—298

LORCH, WILHELM, Einige Bewegungs- und Schrumpfungserscheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser. Mit 20 Textfiguren . . . . . . . 76—95

LORCH, WILHELM, Das mechanische System der Blätter, insbesondere der Stämmchenblätter von Sphagnum. Mit 11 Textfiguren . . 96—106

MOLISCH, HANS, Über das Gefrieren in Kolloiden . . . . . . . 121—122

PASCHER, ADOLF, A., Über auffallende Rhizoid- und Zweigbildungen bei einer Mougeotia-Art. Mit 3 Textfiguren . . . . . . 107—115

REICHE, K., Bau und Leben der hemiparasitischen Phrygilanthus-Arten Chiles. Mit Tafel XIII u. XIV . . . . . . . . . . . . 375—401

RENNER, O., Über Wachsdrüsen auf den Blättern und Zweigen von Ficus. Mit 16 Textfiguren . . . . . . . . . . . . . . . 24—37

RENNER, O., Über die weibliche Blüte von Juniperus communis. Mit 6 Abbildungen im Texte . . . . . . . . . . . . . . . . 421—430

SCHOUTEN, S. L., Ein neuer und ein modifizierter Apparat zu pflanzenphysiologischen Demonstrationsversuchen. Mit 2 Textfiguren . 116—120

STINGL, GEORG, Experimentelle Studie über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen . . . . . . . . . . . . . . . . . . 308—331

STOPPEL, ROSE, Eremascus fertilis nov. spec. Mit Tafel XI u. XII und 6 Abbildungen im Texte . . . . . . . . . . . . . 332—346

STRASBURGER, EDUARD, Apogamie bei Marsilia. Mit 6 Tafeln . . 123—191

TOBLER, F., Zur Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen im Algenthallus. Mit 8 Figuren im Texte . . . . . . . . . 299—307

---

Heft I, pag. 1—122 erschien am 28. Dezember 1906
„ II, „ 123—266 „ „ 15. März 1907
„ III, „ 267—374 „ „ 18. Mai
„ IV, „ 375—430 „ „ 22. Juli

# Eingegangene Literatur.

**Ph. van Haareveld**, Die Unzulänglichkeit der heutigen Klinostaten für reizphysiologische Untersuchungen. Mit 3 Tafeln und 14 Textfiguren. M. de Wal, Groningen.

**Camillo Karl Schneider**, Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Sechste und siebente Lieferung (erste und zweite Lieferung des zweiten Bandes). Jena, Verlag von Gustav Fischer. Preis je 4 M.

**Progressus rei botanicae.** Herausgeg. von der Association internationale des botanistes, redigiert von Dr. J. P. **Lotsy**. I. Band 2. Heft. (**Laurent**, L., Les progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade; **Bateson**, The progress of genetics since the rediscovry of Mendels paper; **Czapek**, Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896.) Jena, Verlag von Gustav Fischer. Preis pro Band 18 M.

**A. Hansen**, Goethes Metamorphose der Pflanzen. Geschichte einer botanischen Hypothese. In 2 Teilen mit 9 Tafeln von Goethe und 19 Tafeln vom Verf. Gießen 1907. Verlag von Alfr. Topelmann. Preis broch. 22 M., geb. 24,50 M.

**J. P. Lotsy**, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Erster Band: Algen und Pilze. Verlag von Gustav Fischer, Jena. Preis 20 M.

**Dr. W. F. Bruck**, Pflanzenkrankheiten (Sammlung Göschen). Mit 1 farbigen Tafel und 45 Abb. G. J. Göschensche Verlagsbuchhandlung Leipzig. Preis 0,80 M.

**P. Säurich**, Das Leben der Pflanzen. IV. Bd. Im Gewässer. Leipzig, Verlag von Ernst Wunderlich. Preis 2 M.

**Progressus rei botanicae.** Herausgeg. von der Association internationale des botanistes, redigiert von Dr. J. P. **Lotsy**. I. Bd., 3. Heft. (**Van Calcar**, R. P., Die Fortschritte der Immunitäts- und Spezifitätslehre seit 1870. Mit 18 Abbild. und 2 Kurven im Text. Jena, Verlag von Gustav Fischer. Preis pro Band 18 M.

**H. Molisch**, Die Purpurbakterien. Jena, Verlag von Gustav Fischer. Mit 4 Tafeln. Preis 5 M.

**R. E. Fries**, Carl von Linné. Zum Andenken an die 200. Wiederkehr seines Geburtstages. Leipzig, Verlag von W. Engelmann. Preis 2,40 M.

**K. Giesenhagen**, Befruchtung und Vererbung. (Wissenschaft und Bildung. Herausgeg. von Dr. P. **Herre**. Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer.) Preis geh. 1 M., geb. 1,25 M.

---

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

# Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung.

Von **Ernst Küster**.

(Mit 20 Textfiguren.)

Über die Bedeutung der einzelnen lebendigen Zellenbestandteile für Wachstum, Gestaltung und Haushalt der Pflanzenzelle und die physiologischen Beziehungen, welche die einzelnen Bestandteile abhängig von einander machen, sind wir zurzeit noch außerordentlich wenig unterrichtet; die Versuche, längst bekannte Lebenserscheinungen in dem Sinne zu analysieren, daß die Beteiligung der einzelnen Zellenorgane an ihnen klargelegt werde, sind selten in Angriff genommen worden und haben nur hie und da zu wertvollen, sicheren Ergebnissen geführt. Allerdings stehen der Beantwortung aller einschlägigen Fragen beträchtliche Schwierigkeiten im Wege; endgültigen Aufschluß vermag nur das Experiment zu geben, und mit diesem wird anzustreben sein, daß einzelne Bestandteile aus der lebenden Zelle eliminiert oder in ihr außer Funktion gesetzt werden, damit einerseits der Unterschied im Verhalten der Zelle vor und nach dem experimentellen Eingriff geprüft und damit ferner ermittelt werden kann, ob sich durch geeignete Kombination äußerer Bedingungen der Einfluß bestimmter Zellenorgane auf den Haushalt der Zelle irgendwie ersetzen läßt. Diese Forderungen sind bereits vor langer Zeit von Klebs[1]) gestellt worden und sind auch jetzt nach wie vor ohne Einschränkung aufrecht zu erhalten. Die technischen Schwierigkeiten, die der Ausführung der Experimente sich in den Weg stellen, dürfen heute um so weniger abschrecken, als sie ja gerade in neuester Zeit vielfach glücklich überwunden worden sind: auf verschiedene Weise ist es gelungen, lebendige kernlose Zellen herzustellen, man hat durch verschiedenartige Methoden die Chromatophoren farbiger Organismen zur Rückbildung gebracht und sie somit physiologisch ausgeschaltet, und überraschend vor allem sind die Resultate, zu welchen auf zoologischem Gebiet die Bemühungen, die Wirkung des Spermatozoons auf das Ei durch äußere Faktoren zu ersetzen, geführt haben. Gerade die Erfolge dieser Versuchsreihen ermutigen zu weiterer Forschung und lassen es keineswegs als aussichtslos erscheinen, nach denjenigen Bedingungen zu suchen, deren Kombination z. B. dem Zytoplasma den Zellkern, dem Zellkern oder den Chromatophoren das Zytoplasma u. s. f. ersetzen kann.

---

[1]) Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Tübinger Untersuchungen, Bd. II, 2, pag. 489.

So wenig bisher die Beziehungen der Zellenorgane zu einander auf experimentellem Wege sichergestellt worden sind, so zahlreich sind die Vermutungen, die in zellenphysiologischen und zytologischen Abhandlungen über jene Beziehungen geäußert worden sind. Fast alle diese Vermutungen knüpfen daran an, daß bestimmte Prozesse im Zellenleben stets gleichzeitig oder in gesetzmäßigem Nacheinander ablaufen, oder daß bestimmte Organe ständig an derselben Stelle im Zellenleibe liegen, oder daß dem Auftreten irgend eines Zellenbestandteils das Verschwinden eines andern stets unmittelbar vorhergeht. Die Schlüsse, die aus diesen zeitlichen und räumlichen Beziehungen gezogen worden sind, mögen wohl oft recht einleuchtend klingen und manches Bestechende haben, können aber niemals völlig einwandfrei und beweiskräftig ausfallen; denn die vergleichend-anatomische Methode vermag für sich allein physiologische Probleme nicht zu lösen. Überdies sind bei jenen Schlußfolgerungen auch teleologische Gesichtspunkte vielfach beeinflussend im Spiele gewesen, und auch diese scheinen uns nicht das richtige Hilfsmittel zu sein, wenn es sich um die Ermittlung kausaler Beziehungen handelt.

Die vorliegenden Zeilen bringen keinen neuen, positiven Beitrag zur Lösung wichtiger zellenphysiologischer Probleme, sondern sollen nur kritisch auf Haberlandts Lehre von den „Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen“[1] eingehen. Eines der Ergebnisse seiner anregungsreichen Studien faßt Haberlandt folgendermaßen zusammen: „Der Kern befindet sich meist in größerer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle, an welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert; dies gilt sowohl für das Wachstum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speziell für das Dicken- und Flächenwachstum der Zellenhaut.“ „Aus der Art seiner Lagerung“, sagt Haberlandt später, „ist zu schließen, daß der Kern beim Wachstum der Zelle, speziell beim Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut eine bestimmte Rolle spielt (a. a. O. pag. 98

---

[1] Jena 1887, G. Fischer.

und 99)". In seinem Handbuch der „physiologischen Pflanzenanatomie"[1]) bespricht Verf. dieselben Beziehungen und gibt eine Reihe von Beispielen für sie: „So liegen z. B. in den jungen Epidermiszellen, deren Außenwände sich stärker verdicken als die Seiten- und Innenwände, die Zellkerne in der Regel den ersteren an .... An Frucht- und Samenschalen treten nicht selten Oberhäute mit innenseitig verdickten Wandungen auf. Hier sieht man, wie z. B. bei Carex und Scopolina, die Kerne den sich verdickenden inneren Wänden angelagert .... Auch bei lokalisiertem Flächenwachstum der Zellhaut ist in der Regel die Nähe des Kernes zu beobachten. So erfolgt z. B. die Anlegung eines Wurzelhaares von Pisum sativum u. a. stets durch Ausstülpung der über dem Zellkerne gelegenen Partie der Außenwand .... Dem ausgesprochenen Spitzenwachstum der Wurzelhaare entspricht es ferner, daß sich der Zellkern fast immer am Ende des Haares aufhält."

Ich werde im folgenden auf einige der von Haberlandt geschilderten Fälle eingehen.

## I. Die Lage des Zellkerns in Wurzelhaaren, Rhizoiden und vergleichbaren Gebilden.

Die Wurzelhaare nehmen durch Spitzenwachstum an Länge zu: „Der Zellkern des Haares muß demnach, wenn zwischen Wachstum und Kernlagerung eine Beziehung herrscht, so lange das Haar noch wächst, in der Spitze desselben verweilen"[2]). Eine Reihe von Beispielen, die Haberlandt anführt, erläutert diesen Satz, und ich kann bestätigend nur hinzufügen, daß auch ich bei einer sehr großen Anzahl von Gefäßkryptogamen, Mono- und Dikotyledonen sowie bei den — auch von Haberlandt schon berücksichtigten — Marchantiaceen den leicht nachweisbaren Zellkern stets an der Spitze der Wurzelhaar- bezw. der Rhizoidzelle vorgefunden habe. Gleichwohl stellen nach meinem Dafürhalten alle von Haberlandt genannten Fälle samt allen ähnlichen nur einen Typus der Wurzelhaare dar; neben ihm existiert noch ein zweiter Typus, der gerade durch das Gegenteil gekennzeichnet wird: in den Wurzelhaarzellen liegt der Kern stets an der Basis.

Da Haberlandt diesen Typus nicht berücksichtigt hat, möchte ich durch die Schilderung einiger zugehöriger Fälle seine Mitteilungen über Wurzelhaare zu ergänzen versuchen.

---

1) Leipzig 1904, 3. Aufl., pag. 24, 25.

2) Haberlandt, Beziehungen, pag. 46.

## Hydrocharis morsus ranae.

An Froschbißpflanzen findet man im Frühsommer neben relativ dünnen Wurzeln, deren Epidermis aus gleichartigen, langgestreckten Zellen besteht und keine Wurzelhaare produziert, meist auch stärkere, längere Wurzeln, die mit einer sehr stattlichen Kalyptra ausgestattet sind und eine überaus lange Wurzelhaarzone aufweisen; im Spätsommer tritt Verzweigung der Wurzeln ein, — die Nebenwurzeln fand ich alsdann zum Studium der Wurzelhaare sehr geeignet. An den behaarten Wurzeln ist die Haube schon mit bloßem Auge leicht zu erkennen, bei meinem Material fand ich sie zumeist 2—4 mm, zuweilen bis 2 cm lang. Unmittelbar hinter ihr fallen zwischen den lang gestreckten Epidermiszellen der Wurzel isodiametrische, sehr zytoplasmareiche Zellen auf, die meist schon unmittelbar hinter der Haube sich papillös vorwölben und zu Wurzelhaaren auswachsen. Wir wollen die plasmareichen Zellen, welche zu Haaren auszuwachsen bestimmt sind, als Wurzelhaarinitialen bezeichnen. Fig. 1 veranschaulicht ein Stück der Wurzelepidermis von Hydrocharis morsus ranae nebst einigen der anliegenden Rindenzellen (Längsschnitt durch eine Wurzel): rechts liegt ein ganz junges Wurzelhaar, links ein größeres, aber keineswegs schon ausgewachsenes Haar. Etwa 20 cm und mehr von der Wurzelspitze entfernt findet man im Frühsommer oft Haare von 1 cm Länge. Die Entstehung der Wurzelhaare schreitet natürlich in akropetaler Folge vor, aber nicht streng insofern, als außerordentlich zahlreiche Haare noch als kleine Papillen zwischen solchen von bereits stattlicher Länge anzutreffen sind, — auch unsere Figur zeigt zwei recht ungleiche Nachbarn.

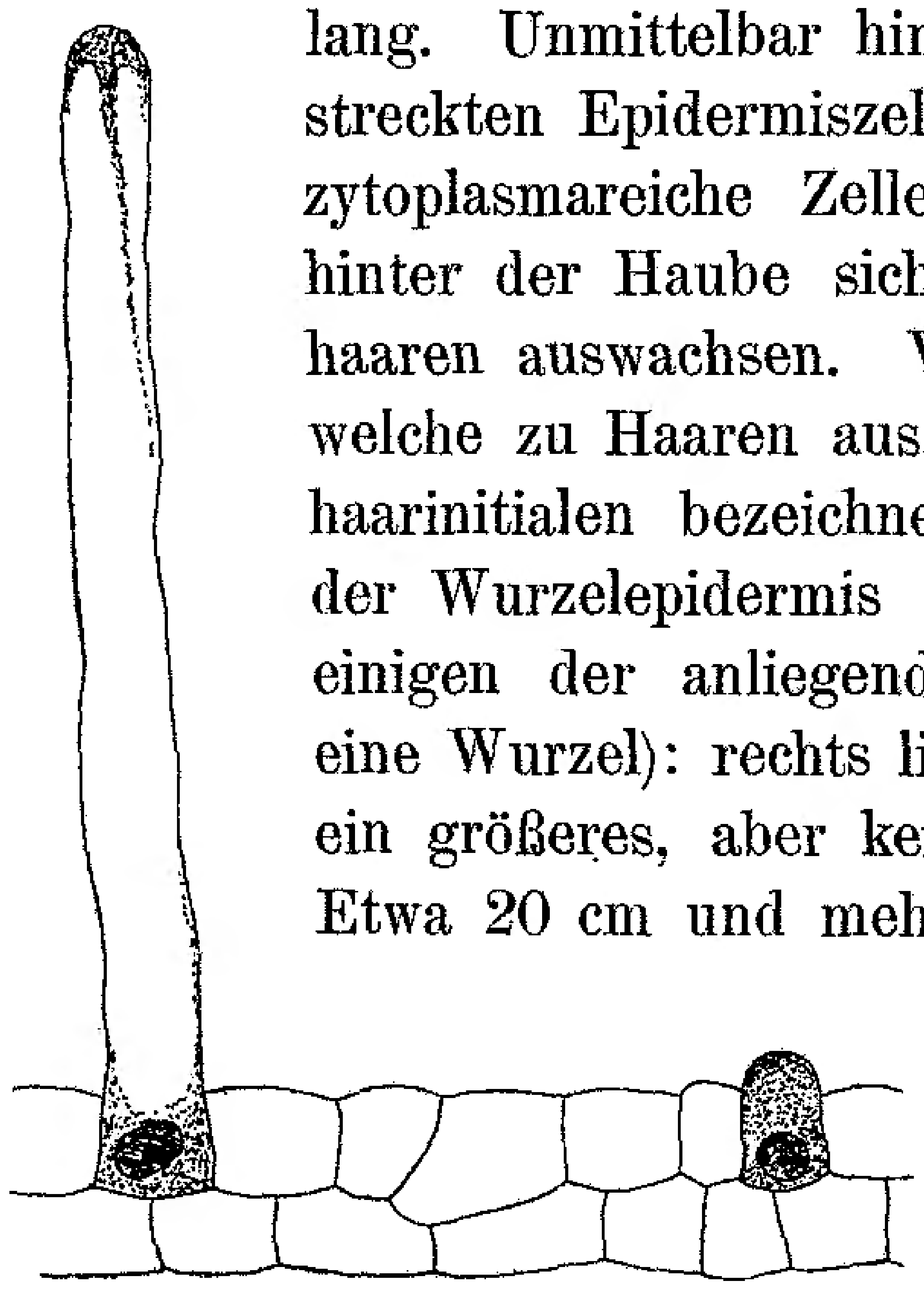


Fig. 1. Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae. Rechts ganz junges Haar, links ein größeres.

In allen lebendigen Haaren finden sich an der Spitze ein kräftiger Zytoplasmapfropf und zahlreiche Plasmafäden. In kleinen jungen Haaren verbindet den apikalen Plasmapfropf ein axiler Plasmafaden mit der an der Basis liegenden Zytoplasmamasse; in ihm strömt das Plasma in basipetaler Richtung (Springbrunnenbewegung). Im späteren Stadium läßt sich der axile Faden meist nicht mehr bis zur Basis verfolgen (vergl. Fig. 1 links) und schwindet noch später völlig. Der Nachweis des Kerns hat zuweilen seine Schwierigkeit, da er stets in reichlichen Zytoplasmamassen verborgen liegt. An jodgefärbten Präparaten macht er sich aber durch das starke Lichtbrechungsvermögen seines großen Nukleolus meist kenntlich. Der Kern liegt in den Wurzelhaaren von Hydrocharis — nach meinen Beobachtungen ausnahmslos: während aller Entwicklungsstadien des Haares und zu allen Jahreszeiten — an der Basis, d. h. in dem Teil, der nach Lage und Volumen annähernd der Wurzelhaarinitiale entspricht. Sein Durchmesser beträgt etwa 0,04 mm, der des Nukleolus etwa 12 $\mu$; annähernd dasselbe Volumen hat der Zellkern bereits in den jüngsten Stadien der Wurzelhaarentwicklung: sein Durchmesser beträgt schon in den Initialen das Doppelte des Durchmessers der gewöhnlichen Epidermiszellkerne.

Wie die Figur erkennen läßt, ist die Breite des untersten, der Initiale entsprechenden Teiles des Haares ungefähr die gleiche, wie die des Schlauches selbst; die Wand des Haares ist ziemlich stark.

## Trianea bogotensis.

An den Wurzelhaaren von Trianea bogotensis sind die uns interessierenden Verhältnisse leicht zu übersehen. Die Haube mißt an gut wachsenden Wurzeln etwa 2 mm Länge. Unter ihren obersten, ältesten, sich abschilfernden Teilen fallen in der Wurzelepidermis sehr plasmareiche, kleine, isodiametrische Zellen auf, die oft schon unmittelbar über der Wurzelhaube eine bescheidene papillöse Streckung aufweisen; allmählich wachsen sie zu langen, dicken, plasmareichen Wurzelhaaren heran.

Die Zellen der Wurzelepidermis zeigen Längsreihenordnung; die „Wurzelhaarinitialen“, welche zwischen die langgestreckten gewöhnlichen Epidermiszellen eingeschaltet sind, erinnern einigermaßen an die Spaltöffnungsmutterzellen in der Epidermis oberirdischer Pflanzenteile; sie sind bei Trianea insofern unregelmäßig über die Oberfläche der Wurzel verteilt, als eine wechselnde Zahl von gewöhnlichen Epidermiszellen — zwei bis sechs, selten mehr — zwischen je zwei Wurzelhaarinitialen eingeschaltet sind. Die Zone der Wurzel, welche mit wachsenden Haaren ausgestattet ist, kann ziemlich lang sein: papillöse Vorstülpungen, die durch die Dicke ihrer Außenwand die nebenliegenden Epidermiszellen weit übertreffen, finden sich unmittelbar hinter der Wurzelhaube, junge Wurzelhaare, die etwa doppelt so lang wie breit sind, aber erst in 2 bis 3 oder noch mehr Zentimeter Abstand von der Wurzelspitze.

Was die Lage des Zellkerns in den Wurzelhaarzellen betrifft, so sehen wir ihn in den zum Wachstum sich anschickenden Initialen von dichtem Zytoplasma umgeben, stets der Innenwand oder einer der

Seitenwände anliegen; wie Fig. 2 veranschaulicht, liegen dagegen in den benachbarten gewöhnlichen Epidermiszellen die sehr viel kleineren Zellkerne — wenn nicht ausnahmslos, so doch vorzugsweise — den Außenwänden an. In halb oder völlig ausgewachsenen Haaren liegt der Kern stets an der Basis, die sich meist ein wenig in die Rindenschicht vorwölbt; der Kern ist in der Basis des Zellschlauches fast stets der Innenwand angelagert. Er ist groß, besitzt einen umfänglichen Nukleolus und ist meist schon im lebenden Zustand, mindestens nach Jodzusatz leicht erkennbar. Die basale Lagerung des Zellkerns stellt eine Regel dar, von der ich trotz eifriger Bemühungen keine Ausnahme habe konstatieren können.

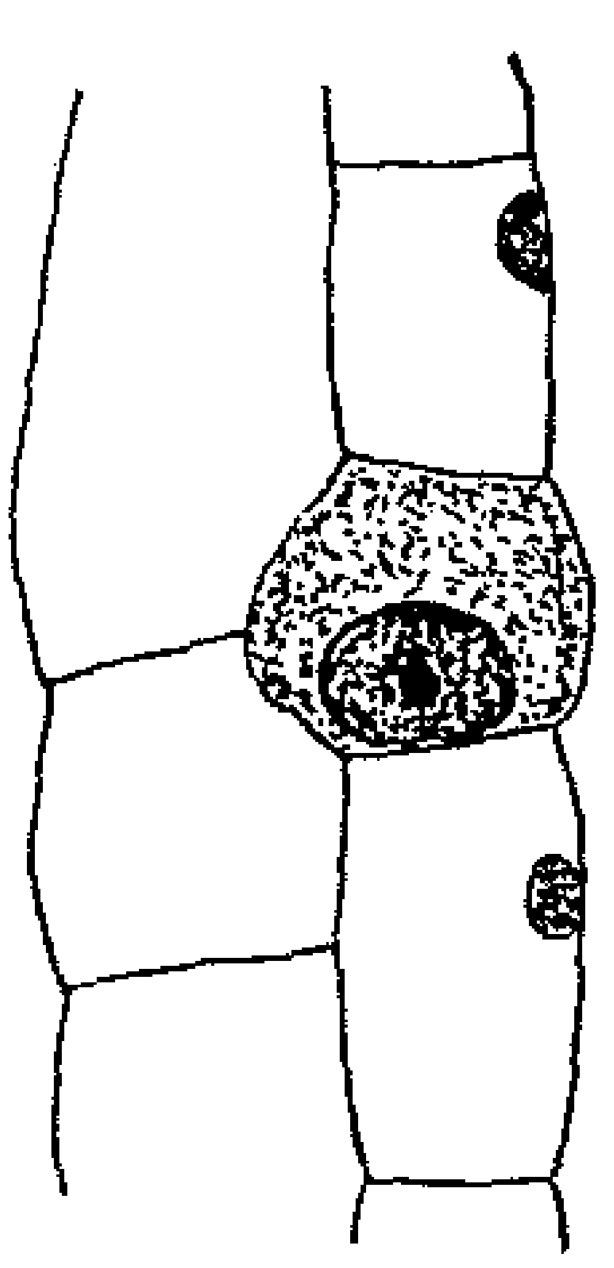


Fig. 2. Die drei mit Kernen ausgestatteten Zellen gehören der Epidermis einer Wurzel von Trianea bogotensis an (Längsschnitt durch die Wurzel).

Auch bei Trianea findet sich an der Spitze des Wurzelhaares eine reichliche Zytoplasmaanhäufung.

## Potamogeton lucens.

Meine Untersuchungen habe ich an dem Material des Hallenser botanischen Gartens angestellt: an Stecklingen von Potamogeton lucens bilden sich zuweilen fadenförmige, mehrere Zentimeter lange Wurzeln, deren Wurzelhaare aus auffallend gestalteten Initialen hervorgehen. Unmittelbar hinter der kurzen Haube und schon unter dieser sind trichter- oder kegelstumpfähnliche Zellen bemerkbar, die mit dem schmalen Teil nach außen, mit dem breiten nach innen gewandt sind. In der Flächenansicht zeigt die Wurzelhaut bei hoher Einstellung ein ähnliches Bild wie die von Trianea: schmale, langgestreckte Epidermiszellen, zwischen welche hie und da rundlich-viereckige, isodiametrische Initialen eingeschaltet sind (vergl. Fig. 3 *a*); bei tieferer Einstellung sieht man leicht, daß die Initialen sich nach innen verbreitern; ihr innerer unterer Teil ist parallel zur Längsachse der Wurzel gestreckt. Sie sind sehr plasmareich und schon deswegen auch am lebenden Objekt leicht erkennbar. Gewöhnlich liegen zwei oder drei langgestreckte Epidermiszellen zwischen je zwei Initialen.

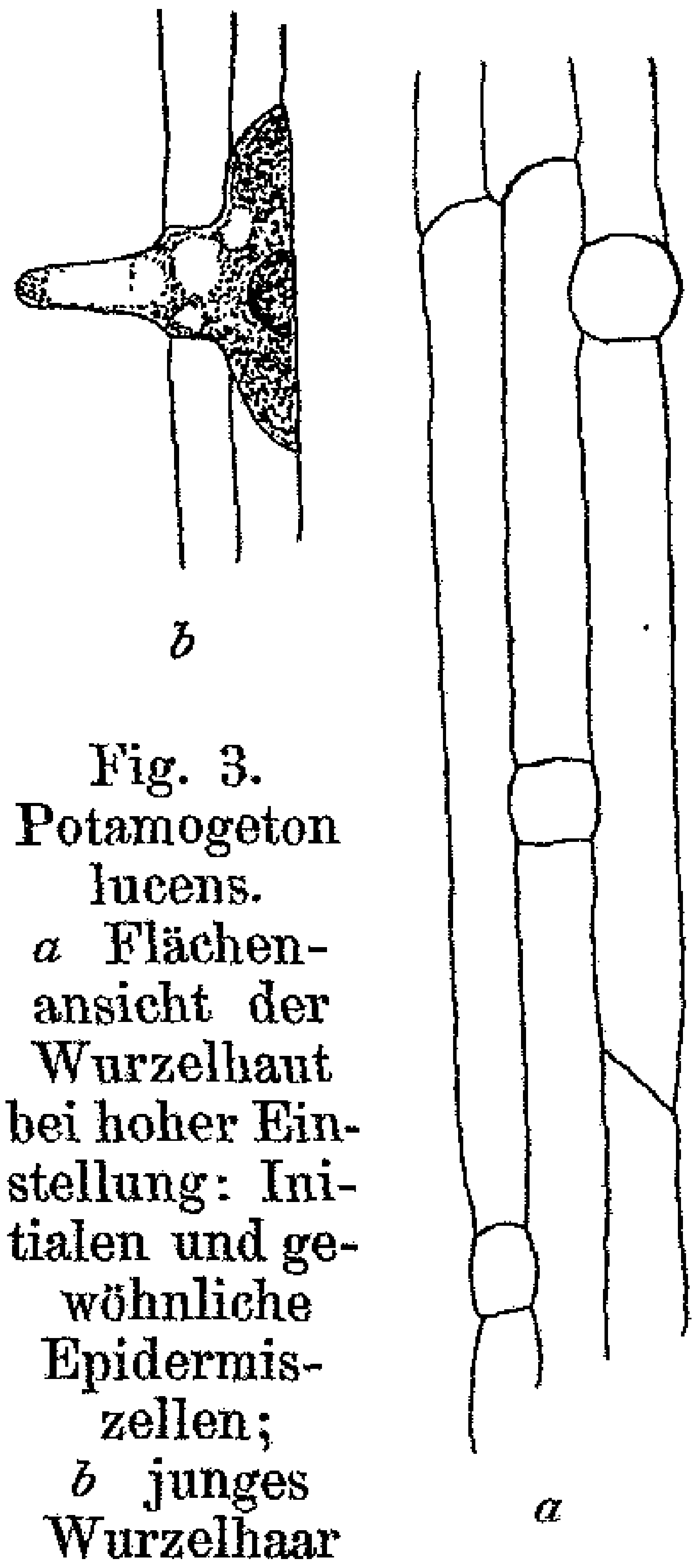


Fig. 3. Potamogeton lucens. *a* Flächenansicht der Wurzelhaut bei hoher Einstellung: Initialen und gewöhnliche Epidermiszellen; *b* junges Wurzelhaar mit eingesenkter Basis.

Das Auswachsen der Initialen zu Wurzelhaaren ist in Fig. 3*b* dargestellt. Die Haare sind im Vergleich zu Trianea und Hydrocharis recht schlank. Das geübte Auge erkennt den Zellkern meist schon am lebenden Material hie und da in den Initialen, wenn ihr Zytoplasmagehalt nicht allzu reichlich ist: er liegt an der Basis des jungen Haares — fast stets an der Innenwand. Bei älteren Haaren ist sein Nachweis schwieriger; es bedarf recht dünner Schnitte, Jodfärbung ist zu empfehlen. Selbst bei alten Wurzelhaaren sind die Zellbasen sehr reich an Zytoplasma; auch in ihnen aber liegt der Zellkern ausnahmslos in der Basis. Meine Bemühungen, Ausnahmen von der Regel zu finden, waren erfolglos. — Zytoplasma ist nicht nur an der wachsenden Spitze der Haare angehäuft, sondern füllt auch tiefer noch meniskenartig den Wurzelhaarschlauch.

### Stratiotes aloides.

Nach meinen Beobachtungen an den Exemplaren des Hallenser botanischen Gartens zu schließen ist Stratiotes kein starker Wurzelhaarbildner: manche Wurzeln fand ich völlig kahl, andere nur schwach behaart; an diesen sind die einzelnen Wurzelhaare durch große Abstände von einander getrennt, aber bei ihrer Länge (ca. 2 mm) und ihrer beträchtlichen Dicke leicht wahrzunehmen und zu präparieren. Sie gehen aus verstreut liegenden Initialen hervor, die sich in der Flächenansicht von den benachbarten gewöhnlichen Epidermiszellen kaum nennenswert unterscheiden. Bei der Durchsicht von Querschnittspräparaten erkennt man (vergl. Fig. 4), daß die Basis der Wurzelhaare ziemlich tief eingesenkt ist und mindestens noch die erste Rindenschicht durchsetzt; die Breite und Lumenweite der Wurzelhaarbasis ist aber ungefähr gleich der des freien Schlauchteiles; im Niveau der Epidermisaußenwände ist das Lumen des Haares oft merklich eingeengt (vergl. Fig. 4).

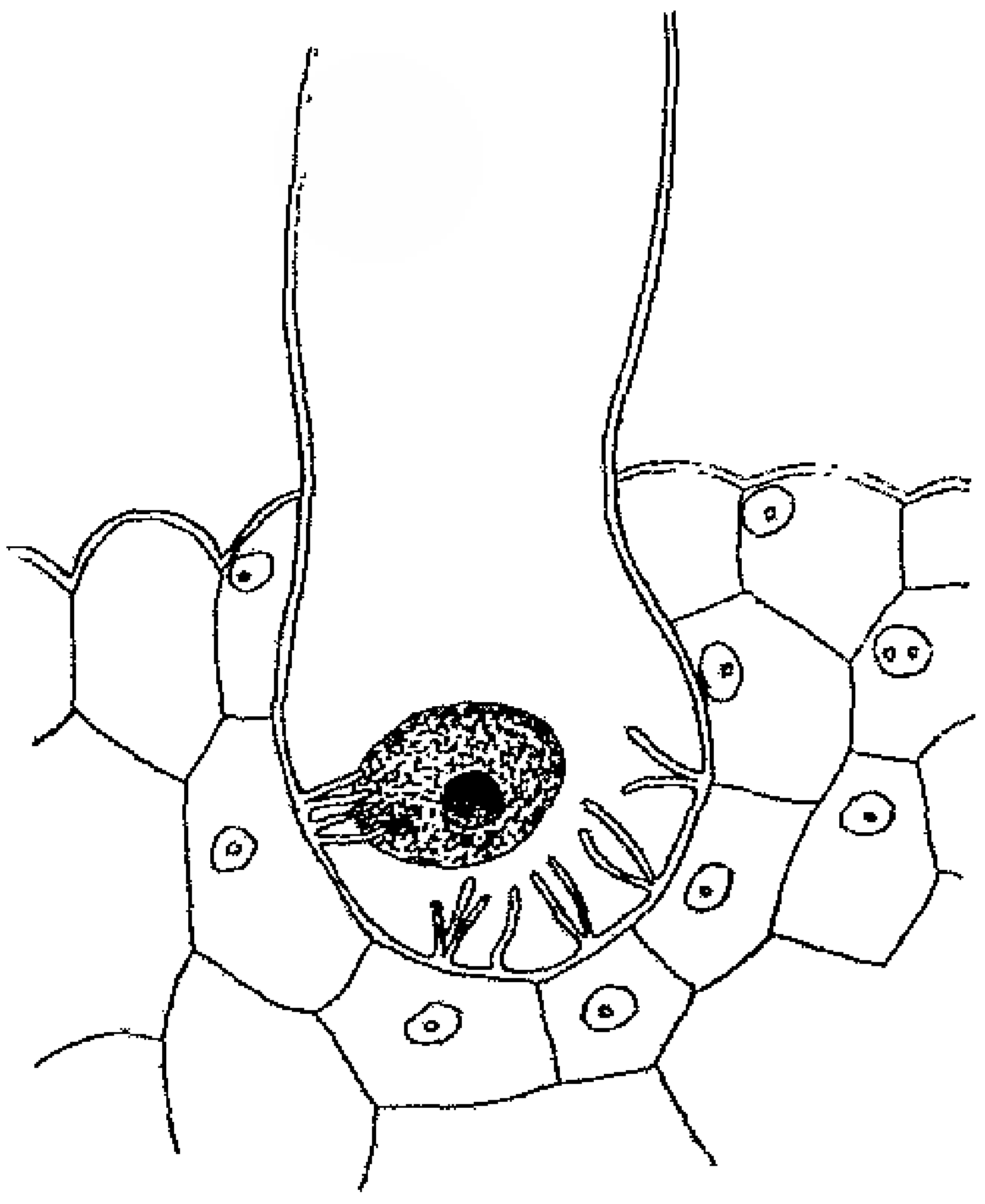


Fig. 4. Basis eines Wurzelhaares von Stratiotes aloides (Querschnitt durch die Wurzel). In den anliegenden Parenchymzellen sind fast überall die Zellkerne sichtbar.

Der Gehalt der Haarzelle an Zytoplasma ist reichlich; an der Spitze, die oft leichte Deformationen aufweist, befindet sich die übliche Zytoplasmaanhäufung. Der Kern liegt stets an der Basis, — nach Ausnahmen habe ich vergeblich gefahndet. Er ist sehr voluminös und mit einem ansehnlichen Nukleolus ausgestattet (Durchmesser des Kerns

0,06 mm, Durchmesser des Zellenlumens ca. 0,12 mm). Die schon bekannten Wandverdickungen des Stratioteswurzelhaares habe ich in der auf Fig. 4 dargestellten Form wiedergefunden: die Zäpfchen stehen an der Basis des Haares, unmittelbar unter dem Zellkern — einzeln oder in zarten Büscheln.

Die Wand des Wurzelhaares ist ziemlich stark.

### Vallisneria spiralis.

Die Vallisnerien bilden zahlreiche Wurzeln, die zumal bei den noch frei an den Stolonen im Wasser schwebenden jungen Pflänzchen sich leicht auf Wurzelhaare prüfen lassen. An allen Wurzeln fand ich Wurzelhaarinitialen, die von den gewöhnlichen Epidermiszellen sich durch geringere Größe und den voluminösen Kern auszeichnen; niemals sah ich die Initialen ins Rindengewebe eingesenkt. Diejenigen Wurzeln, an welchen die Initialen nach Berührung mit dem Erdreich zu Haaren auswachsen, fand ich in nächster Nähe der Wurzelhaube meist reich mit solchen besetzt. Die Haare sind englumig; es ist von der breiten Initialenaußenwand bei ihrem Entstehen nur eine kleine Zone beteiligt, die am apikalen Ende der Zelle liegt.

Der Zellkern liegt stets an der Basis des Haares; Ausnahmen konnte ich nicht auffinden. Er mißt ca. 0,02 mm — ungefähr ebensoviel, wie der Durchmesser des Haares beträgt. Der Kern bleibt, wenn nicht immer, so doch vorzugsweise der Innenwand angelagert, während in den langen gewöhnlichen Epidermiszellen der Kern sehr oft der Außenwand anliegt.

### Elodea densa, E. canadensis, Hydrilla verticillata.

Elodeawurzeln beobachtete ich an Hallenser und Münchener Material und fand namentlich an letzterem reichlich Wurzelhaare. Die Entstehung der Haare entspricht im wesentlichen dem, was bei den früher besprochenen Gewächsen hervorzuheben war. Auch hinsichtlich des Zellkerns verhält sich Elodea (E. densa und E. canadensis) offenbar ähnlich. Da mir jedoch wachsende Wurzelhaare nicht in genügender Anzahl vorgelegen haben, will ich diese Befunde nur beiläufig verzeichnen.

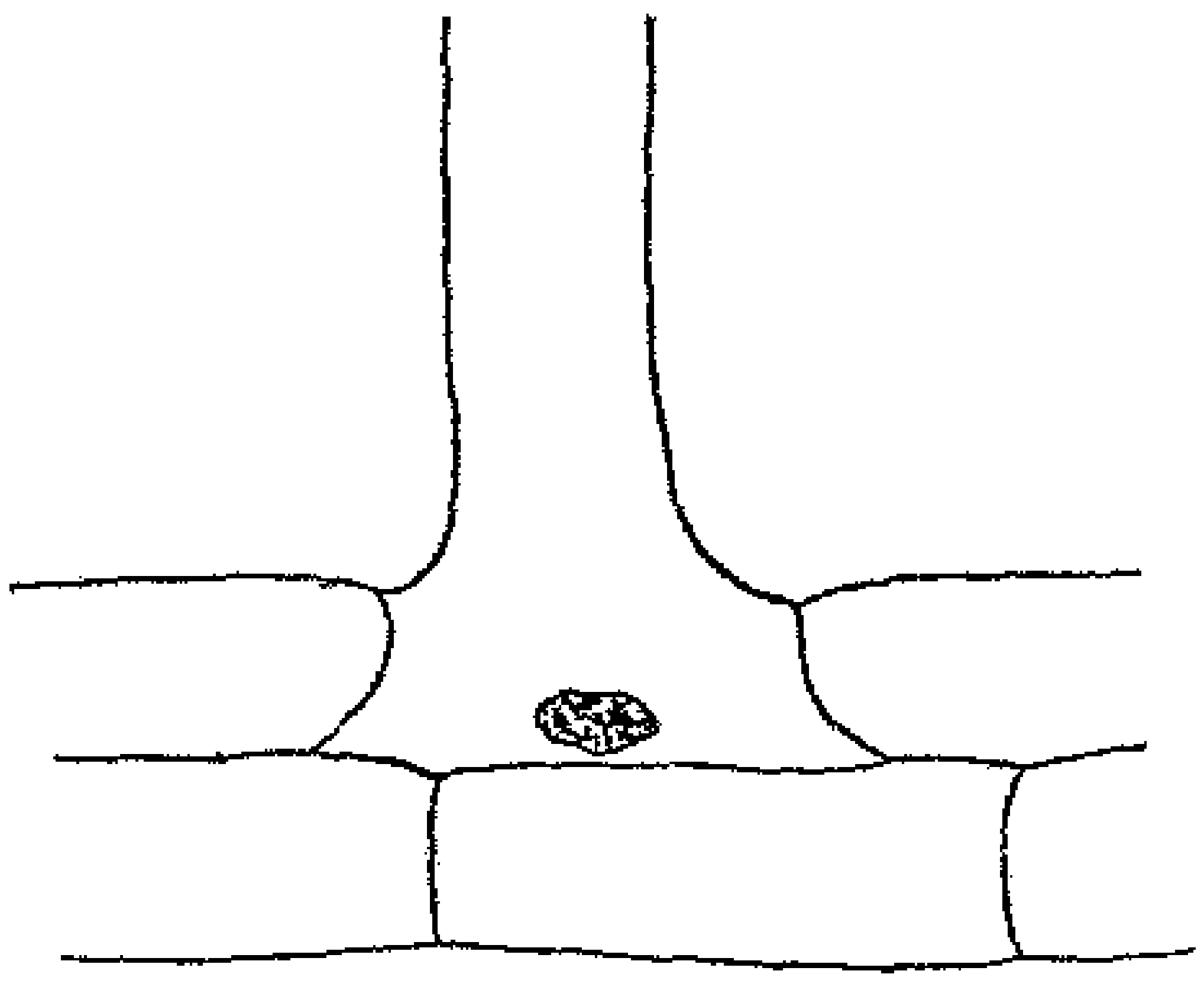


Fig. 5. Wurzelhaarbasis von Hydrilla verticillata.

Für die von mir untersuchte Hydrilla verticillata, welche systematisch der Elodea nahe steht, ist es zweifellos, daß ihre Wurzelhaare hinsichtlich ihrer Kernverhältnisse in den hier geschilderten Typus einzureihen sind: der Kern liegt stets an der Basis. Von Interesse ist, daß die Basis des Wurzelhaares zuweilen zwischen die Wurzelrindenzellen eingekeilt ist, so daß alsdann ihre Längsschnittbilder an Fig. 3*b* erinnern, während andere Haarbasen an der nämlichen Wurzel nicht die geringste Einsenkung erkennen lassen.

## Zostera marina.

Während eines kurzen Aufenthalts an der Biologischen Station zu Helgoland prüfte ich Zostera marina auf ihre Wurzelhaare. An den Wurzeln finden sich eine große Menge von Haaren, Initialen sind schon in nächster Nähe der Wurzelspitze als isodiametrische Zellen von trapezähnlichen Umrißformen (vergl. Fig. 6) zu erkennen; später wachsen die Initialen stark in die Länge und werden dadurch den andern Epidermiszellen ähnlich; von ihnen bleiben sie unterschieden durch ihren reichlichen Gehalt an Zytoplasma; nach Jodzusatz färben sie sich dunkelbraun. — Das Haar wächst an einer eng umschriebenen Stelle aus (Fig. 6*b*): der Zellkern bleibt dabei an der Basis liegen. Das einzelne Haar läßt einen starkwandigen Schaft und eine zartere Spitze unterscheiden; große Haare zeigen entweder durchweg den gleichen bescheidenen Durchmesser (Fig. 6*a* rechts) — oder auf den unteren schlanken, derbwandigen Teil folgt ein sackartig erweiterter oberer, dessen Membran merklich zarter ist (Fig. 6*a* links).

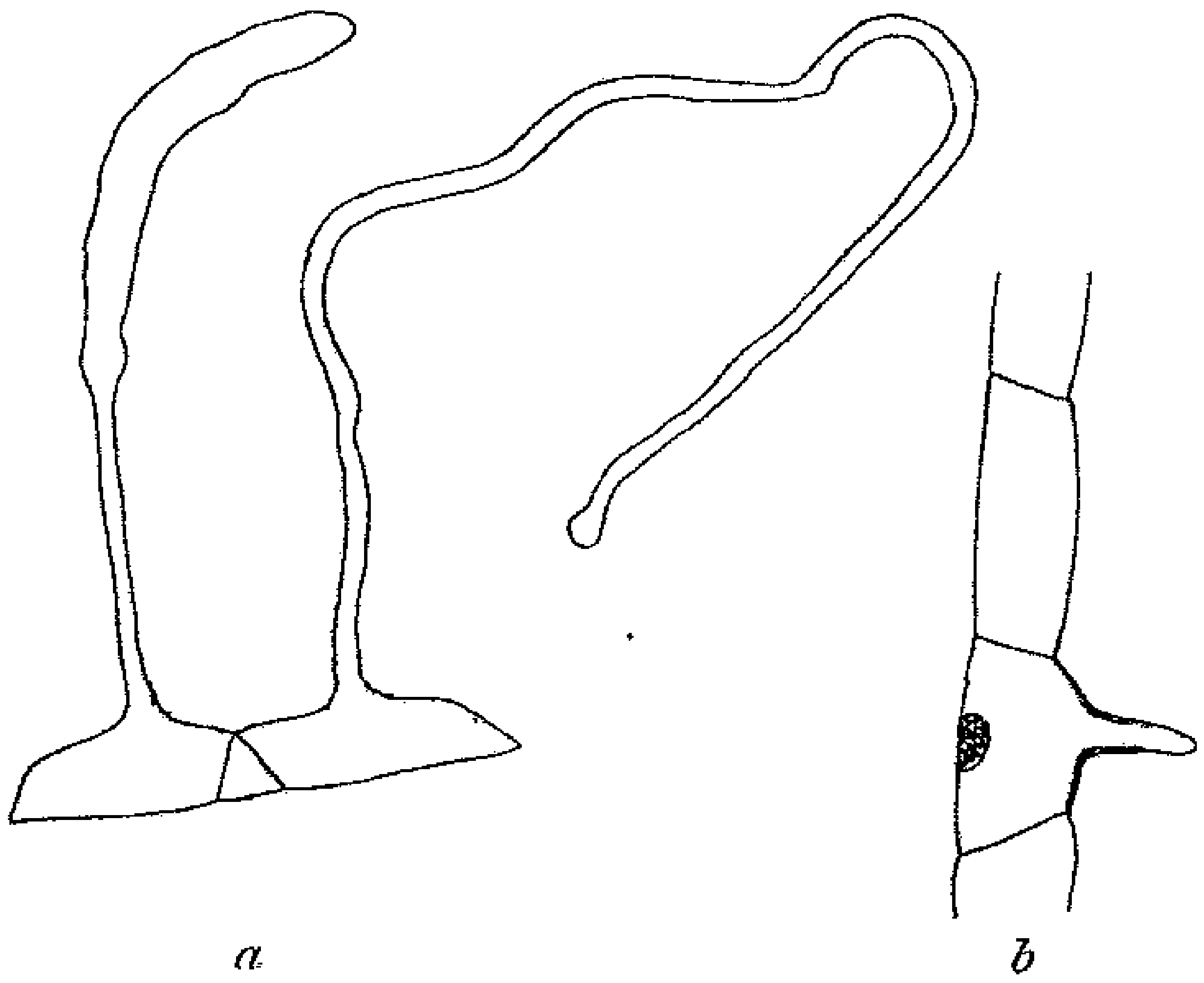


Fig. 6. Wurzelhaare von Zostera marina. *a* Zwei ausgewachsene Haare von verschiedener Form; *b* junges Haar.

Der Kern ist schlecht nachweisbar — auch bei Jodzusatz. So viel ist sicher, daß zum mindesten sehr oft der Kern an der Basis liegen bleibt — auch in Wurzelhaaren, deren Wachstum bereits erheblich weiter vorgeschritten ist, als bei dem in Fig. 6*b* gezeichneten. Niemals konnte ich mit Sicherheit einen spitzenständigen Kern nachweisen; andererseits darf ich nicht verschweigen, daß ich in großen Haaren den Zellkern überhaupt nicht zu Gesicht bekam.

## Allgemeines.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß es nicht an Pflanzen fehlt, in deren Wurzelhaaren der Zellkern — nicht ausnahmsweise, sondern — ständig an der Basis liegt in denkbar größtem Abstand von der wachsenden Spitze des Haares. Es handelt sich dabei um Haare, die eine ansehnliche Länge erreichen, und bei deren Ausbildung eine beträchtliche Menge von Membransubstanz gebildet wird; denn die Wurzelhaare von Hydrocharis, Stratiotes u. a. sind sehr derbwandige Gebilde. Wenn bei ihnen keine örtlichen Beziehungen zwischen Zellkern und wachsender Spitze erkennbar sind, und wenn trotz des Fehlens dieser Beziehungen das Wachstum so ergiebig erfolgt, so werden wir uns der Frage nicht verschließen können, ob denn in jenen Fällen, in welchen der Kern tatsächlich stets an der wachsenden Stelle liegt und diese beim fortschreitenden Spitzenwachstum des Haarschlauches geradezu begleitet, der Zellkern die Bedeutung für das Wachstum hat, die nach Haberlandt ihm zukommt, — oder ob die gesetzmäßige Lage des Zellkerns an der Spitze in jenen Fällen nicht vielleicht nur eine durch uns unbekannte Faktoren bedingte, für das Wachstum selbst aber belanglose Erscheinung ist, und ob diese nicht vielleicht ebensogut eine Folge des Wachstums sein könnte, wie man in ihr eine Voraussetzung zum Wachstum gesehen hat. Gegen die Annahme freilich, daß in den Fällen, in welchen der Zellkern tatsächlich an der wachsenden Spitze liegt, er durch seine Nähe das Wachstum fördere oder vielleicht gar unentbehrlich sei, daß er bei den Vertretern des andern Typus dagegen auch auf große Entfernungen — bis auf 1 cm (Hydrocharis) — seinen Einfluß geltend machen könne, — gegen diese Annahme läßt sich nichts Entscheidendes ins Feld führen, so lange es nicht durch experimentelle Eingriffe an Vertretern des ersten „Typus“ mit spitzenständigem Zellenkerne gelungen ist, den Kern von der wachsenden Spitze fern zu halten und an die Basis zu bannen und gleichwohl den normalen Fortgang des Wachstums zu beobachten. Ich komme auf diese Frage sogleich noch einmal zurück, möchte aber zunächst über die von mir geschilderten Wurzelhaare der Wasserpflanzen bemerken, daß das Zurückbleiben des Kerns in ihnen keineswegs etwa durch einfache anatomische Eigentümlichkeiten bedingt ist. Bei Wurzelhaaren wie den von Zostera oder Potamogeton könnte man auf die Vermutung kommen, daß der Enge des Schlauchlumens wegen der Zellkern zwangsweise an der Basis bleiben müsse. Für die leichte Deformierbarkeit der Zellkerne, die auch durch die engsten Passagen zu schlüpfen vermögen, liegen

Beispiele genug vor; andererseits zeigen die Wurzelhaare von Hydrocharis u. a. deutlich genug, daß die Faktoren, welche den Zellkern an der Basis zurückhalten, anderer Art sein müssen.

Wenn es Wurzelhaare gibt, in welchen der Kern ständig an der Spitze liegt, und solche, in welchen er stets an der Basis liegt, so liegt die Annahme nahe, daß bei einer dritten Gruppe von Fällen der Kern überhaupt keinen bestimmten Platz im Lumen des Wurzelhaares haben und bald hier, bald dort in ihm liegen könnte. Fälle dieser Art habe ich bei der Untersuchung zahlreicher erdbewohnender Monokotyledonen gefunden. Fig. 7 zeigt Wurzelhaare von einer Amaryllis sp.; es liegen unausgewachsene, plasmareiche Haare vor, in welchen der Zellkern ungefähr in der Mitte des Zellschlauches liegt; in andern Haaren erscheint der Zellkern nach der Basis oder nach der Spitze mehr oder weniger weit verschoben. Von Interesse sind die Wurzelhaare der Vandaluftwurzeln. Läßt man diese in Wasser wachsen, so produzieren sie bekanntlich einen dichten Belag von Wurzelhaaren — schon Prillieux führte derartige Experimente aus[1]). In den Epidermiszellen, welche noch nicht zu Haaren ausgewachsen sind, liegt der Kern so gut wie ausnahmslos der Innenwand der Zelle an; diese Lage wird von ihm auch beibehalten, wenn als kurze Papille das Wurzelhaar entsteht. Dieses ist fast in seinem ganzen Verlauf, namentlich aber an der Spitze sehr reich an Zytoplasma; ähnlich wie bei jungen Wurzelhaaren von Hydrocharis steht die apikale Plasmaanhäufung zunächst durch einen sehr kräftigen axilen Plasmastrang mit dem an der Zellenbasis liegenden Zytoplasma in Verbindung. In späteren Stadien der Entwicklung, wenn das Wurzelhaar etwa 0,12—0,15 mm lang geworden ist, rückt der Kern in akropetaler Richtung vor; wir finden dann in den Haarschläuchen voluminöse Kerne von kugliger oder wurstartiger Gestalt, die zuweilen unregelmäßig gelappt sind. Ihre Lage in der Wurzelhaarzelle ist sehr wechselnd. Sehr selten liegt der Kern unmittelbar an der Spitze, am häufigsten in der Mitte oder in der unteren Hälfte des Haares, zuweilen bleibt er dauernd

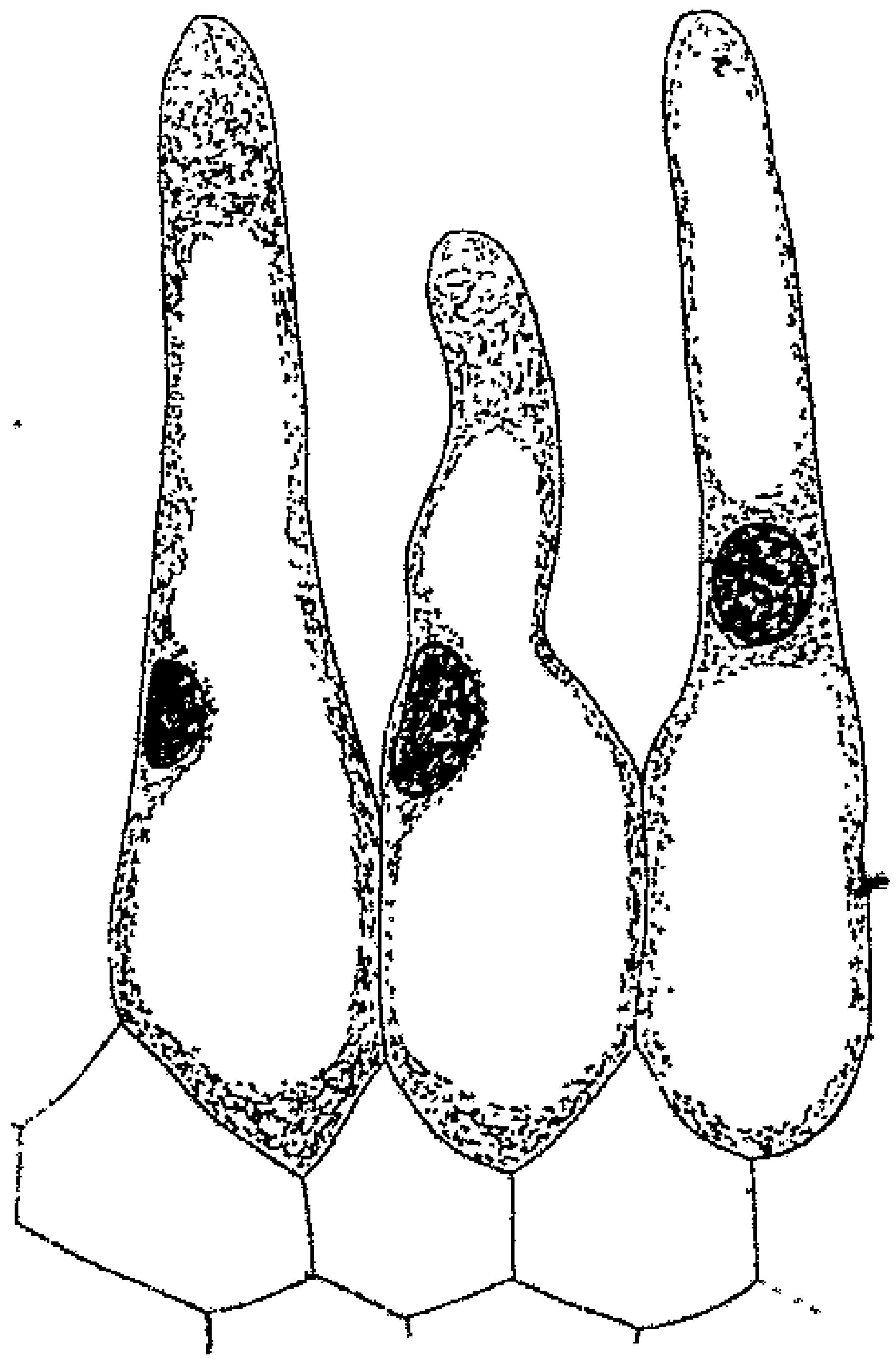


Fig. 7. Wurzelhaare einer Amaryllis sp.

---

1) Bull. Soc. Bot., 1879.

in der Basis des Haares liegen — entweder an der Innenwand, oder an der Ansatzstelle des relativ schmalen Wurzelhaares an dem breiten Körper der Epidermiszelle. — Die Form der Wurzelhaare ist insofern unregelmäßig, als sie oft Einschnürungen und Erweiterungen aufweisen; es bestehen jedoch zwischen diesen und den Zellkernen keinerlei örtliche Beziehungen. Ausgewachsene Haare verlieren frühzeitig ihren lebendigen Inhalt; die Form der Haarzellen bleibt gleichwohl erhalten, da ihre Membranen ziemlich steif und widerstandsfähig sind.

Die wechselnde Lage der Kerne in der Wurzelhaarzelle läßt sich bei Vandawurzeln am besten demonstrieren. Die Zahl der Objekte, welche prinzipiell jenen gleichen, dürfte übrigens nicht gering sein. Ich verweise noch auf die Luftwurzeln von Philodendron Andreanum (hort.), die sich schon ohne Benetzung, soweit meine Erfahrungen reichen, beim Aufenthalt in der feuchten Gewächshausluft mit einem dichten Filz von Wurzelhaaren bedecken. Ausgewachsene Wurzelhaare von Philodendron Andreanum messen ungefähr 0,80 mm Länge. Der Zellkern liegt in ihnen niemals — oder doch nur in seltenen Ausnahmefällen — an der Spitze, sondern in der Mitte des Haarschlauches oder in seiner unteren Hälfte. In ganz jungen Haaren dagegen liegt er sehr oft an der Spitze, rückt aber beim weiteren Wachstum des Haares nicht entsprechend weiter; bei halb erwachsenen Haaren trifft man alle möglichen Lagerungsverhältnisse. An der Spitze des Haares finden sich zuweilen Auftreibungen, die mit dem Zellkern in keinerlei örtlichen Beziehungen stehen.

Ich glaube, daß Wurzeln der letzten Art gestatten werden, wichtige Experimente anzustellen. Das mir zur Verfügung stehende Material reichte dazu leider durchaus nicht aus. Die wechselnde Lage des Zellkerns innerhalb der Wurzelhaarzellen führt zu der Vermutung, daß äußere Faktoren sehr wohl imstande sind, wenigstens bei manchen Objekten, die Lage des Zellkerns zu beeinflussen. Vielleicht wird es an Vanda oder bei ähnlichen Gewächsen gelingen, durch bestimmte Bedingungen den Zellkern ständig an die Spitze, durch andere Bedingungen stets an die Basis zu führen. Ich selbst stellte mit Keimlingen und namentlich mit Brutknospen von Marchantia, deren Wurzelhaare und Rhizoiden zu unserem „ersten Typus“ gehören, zahlreiche Versuche an und bemühte mich, durch allerhand Kombinationen der äußeren Bedingungen (verschiedenartige chemische Zusammensetzung des Substrats, verschieden hoher osmotischer Druck der Nährlösung, verschiedene Grade der Viskosität in dieser, Temperatur, Licht etc.) den Zellkern zum Verlassen der wachsenden Haarspitze zu veranlassen. Da aber die Versuche bisher erfolglos blieben, verzichte ich auf ihre nähere Schilderung.

Schließlich wäre noch zu untersuchen, ob vielleicht auch unter den oberirdischen Haargebilden sich Ausnahmen von der Haberlandtschen Regel finden. Trotz eifriger Bemühungen habe ich keine oberirdische, durch Spitzenwachstum ausgezeichnete Haarform finden können, die so wie die angeführten Wurzelhaare durch basale Lagerung der Zellkerne gekennzeichnet wäre. Ich untersuchte zahlreiche einzellige, schlauch- und keulenförmige Blütenhaare, die meist sehr voluminöse Kerne in sich bergen: diese liegen meist in geringem Abstand von der Spitze oder auch in der Mitte des Zellenschlauches, seltener in der unteren Hälfte. Am tiefsten gelagert fand ich den Kern in den Blütenhaaren der Violaarten, die auch Haberlandt bereits geschildert hat. „In der Rinne des unteren Kronenblattes von Viola tricolor treten lange, eigentümliche Haare auf, welche in ihrem oberen Teile mit zahlreichen unregelmäßigen Auftreibungen versehen sind . . . Der Zellkern liegt ungefähr in der Mitte des knorrigen Teiles des Haares“ (Beziehungen, pag. 67). Bei den knorrig geformten Haaren von Viola calcarea sah ich den Zellkern stets weit unter der Mitte liegen (an der Grenze des untersten und vorletzten Fünftels und noch tiefer).

## 2. Die Lage des Zellkerns in den Zellen des Spaltöffnungsapparates.

„Bereits Hanstein[1]) hat angegeben, daß in den Spaltöffnungszellen die Kerne „vielleicht ausnahmslos unmittelbar neben dem Spalt“ liegen. In der Tat sah ich bei allen untersuchten Pflanzen in den noch in Entwicklung begriffenen Schließzellen die Kerne den Bauchwänden anliegen und zwar von den Zellenden beiderseits gleichweit entfernt. Wenn wir uns vor Augen halten, daß die charakteristischen, oft ziemlich kompliziert gebauten Verdickungsleisten der Schließzellenwände an den Bauchseiten auftreten, so erscheint die Lage des Kerns in den Schließzellen als eine Bestätigung des in dieser Arbeit verfochtenen Grundgedankens.“ Außer den Schließzellen prüft Haberlandt, dessen oben zitiertem Werk wir die angeführten Sätze entnehmen (Beziehungen, pag. 27), auch die Nebenzellen auf die Lage ihrer Zellkerne und schildert ausführlich seine Befunde an verschiedenen Tradescantiaarten. „Die vier Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates, von denen zwei an den Enden, zwei an den Flanken desselben liegen, entstehen bekanntlich

---

1) Botanische Abhandlungen, herausgeg. von Hanstein, Bd. IV, 1880, H. 2, pag. 34.

durch entsprechende Teilungen der an die Mutterzelle der Spaltöffnung angrenzenden Epidermiszellen. Während der weiteren Entwicklung des Apparates liegen nun die Kerne der seitlichen Nebenzellen gewöhnlich den Rückenwänden der Schließzellen an, während die Kerne der an die Enden der Spaltöffnung grenzenden Nebenzellen zumeist den Enden der Schließzellen angeschmiegt sind . . . Was diese auffallende Kernlagerung zu bedeuten hat, ist mir ganz rätselhaft geblieben. Daß alle vier Kerne bei der Entwicklung des Spaltöffnungsapparates irgend etwas zu tun haben, ist jedenfalls wahrscheinlich und scheint mir auch daraus hervorzugehen, daß nach vollendeter Ausbildung der Spaltöffnung die betreffenden Kerne die unmittelbare Nähe der Schließzellen wieder verlassen. Die Kerne der seitlichen Nebenzellen wandern gewöhnlich auf die den Rückenwänden gegenüberliegenden Seitenwände hinüber; die Kerne der beiden anderen Nebenzellen zeigen keine bestimmte Lagerung und bleiben nicht selten auch auf ihren anfänglich innegehabten Plätzen.“ — „Wenn in diesen sowie in anderen Fällen, in welchen die Kerne der Nachbarzellen des Spaltöffnungsapparates während dessen Entwicklung demselben anliegen, diese Kerne tatsächlich bei der Ausgestaltung der Schließzellen eine bestimmte Rolle zu spielen hätten, so läge hier eine Tatsache von prinzipieller Wichtigkeit vor: das Übergreifen der Kerntätigkeit einer bestimmten Zelle auf das Gebiet einer anderen, gleichfalls kernführenden Zelle, welche hierdurch in ihrer Entwicklung irgendwie beeinflußt würde.“

Ich habe nicht nur die von Haberlandt ausführlich behandelten Commelinaceen, sondern auch Gattungen aus den verschiedensten anderen Familien auf ihre Schließzellen und die Lage der Kerne im Spaltöffnungsapparat geprüft und bin dabei zu der Meinung gekommen, daß kein zwingender Grund zu der Annahme, die Kerne der Nebenzellen hätten mit der Ausbildung der Schließzellen etwas zu tun, vorliegt; wenigstens kann ich mich nicht dazu entschließen, die Lage des Kerns in den Nebenzellen als einen Ausdruck dieses Einflusses zu betrachten. Ich will im folgenden einige der von mir untersuchten Spaltöffnungsapparate kurz schildern.

Die Erscheinung, daß in dem das Stoma umgebenden Schließzellenpaar die Zellkerne auf der dem Stoma zugewandten Seite der Zelle liegen, ist außerordentlich verbreitet, und eine ähnliche wiederholt sich sehr oft bei denjenigen Fällen, in welchen die Spaltöffnungen von mehr als zwei, z. B. von je drei Nebenzellen umgeben sind und auf jede von diesen noch dazu sehr ungleiche Anteile der Peripherie des Spaltöffnungszellenpaares entfallen. Bei den Spaltöffnungsgruppen der

Begonien (vergl. Fig. 8) wird im allgemeinen jede Spaltöffnung von drei sehr ungleich großen Nebenzellen umgeben: nur ganz ausnahmsweise liegt einmal in einer der Nebenzellen der Zellkern nicht den Spaltöffnungszellen an.

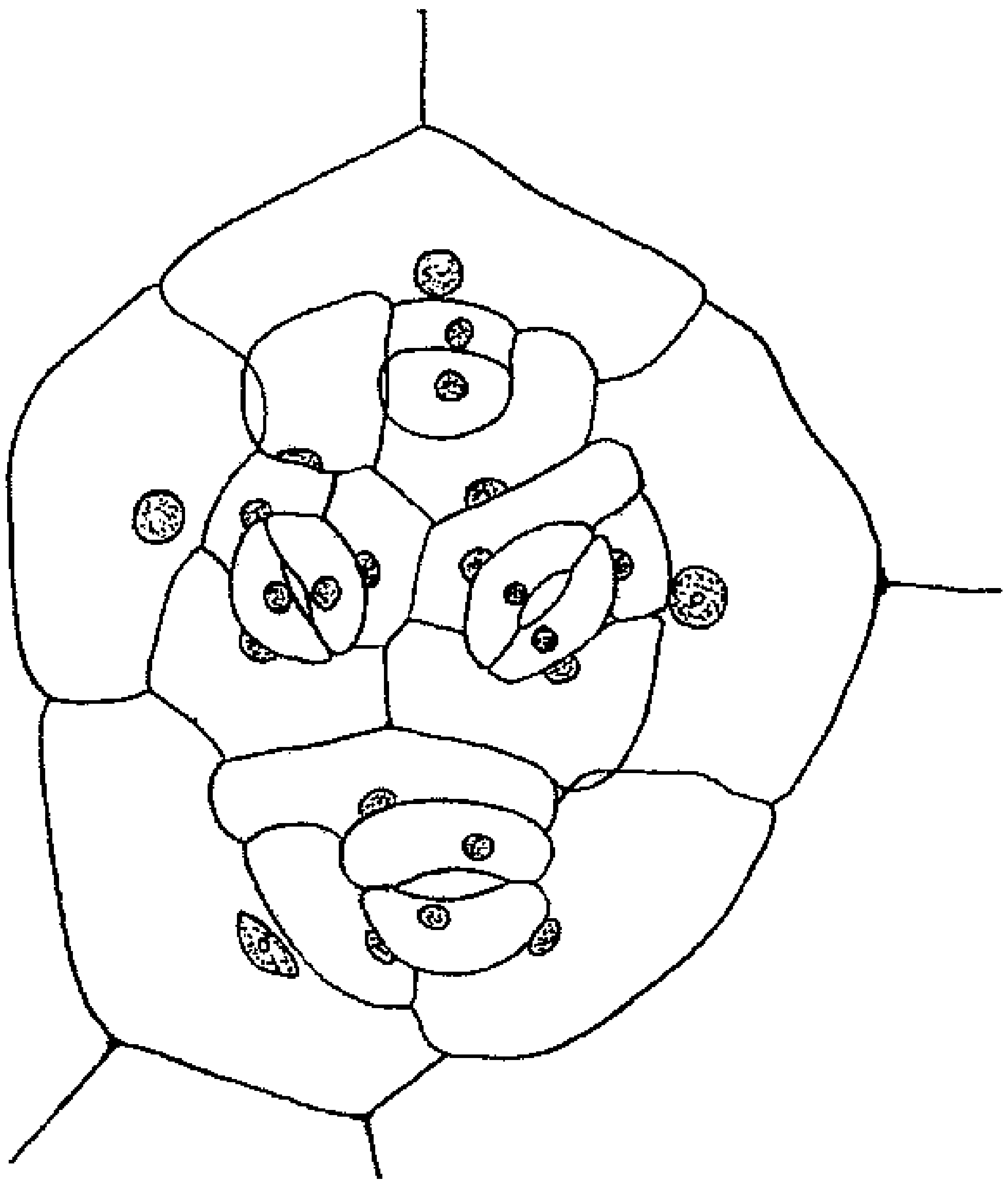


Fig. 8. Schließzellengruppe von Begonia boliviensis.

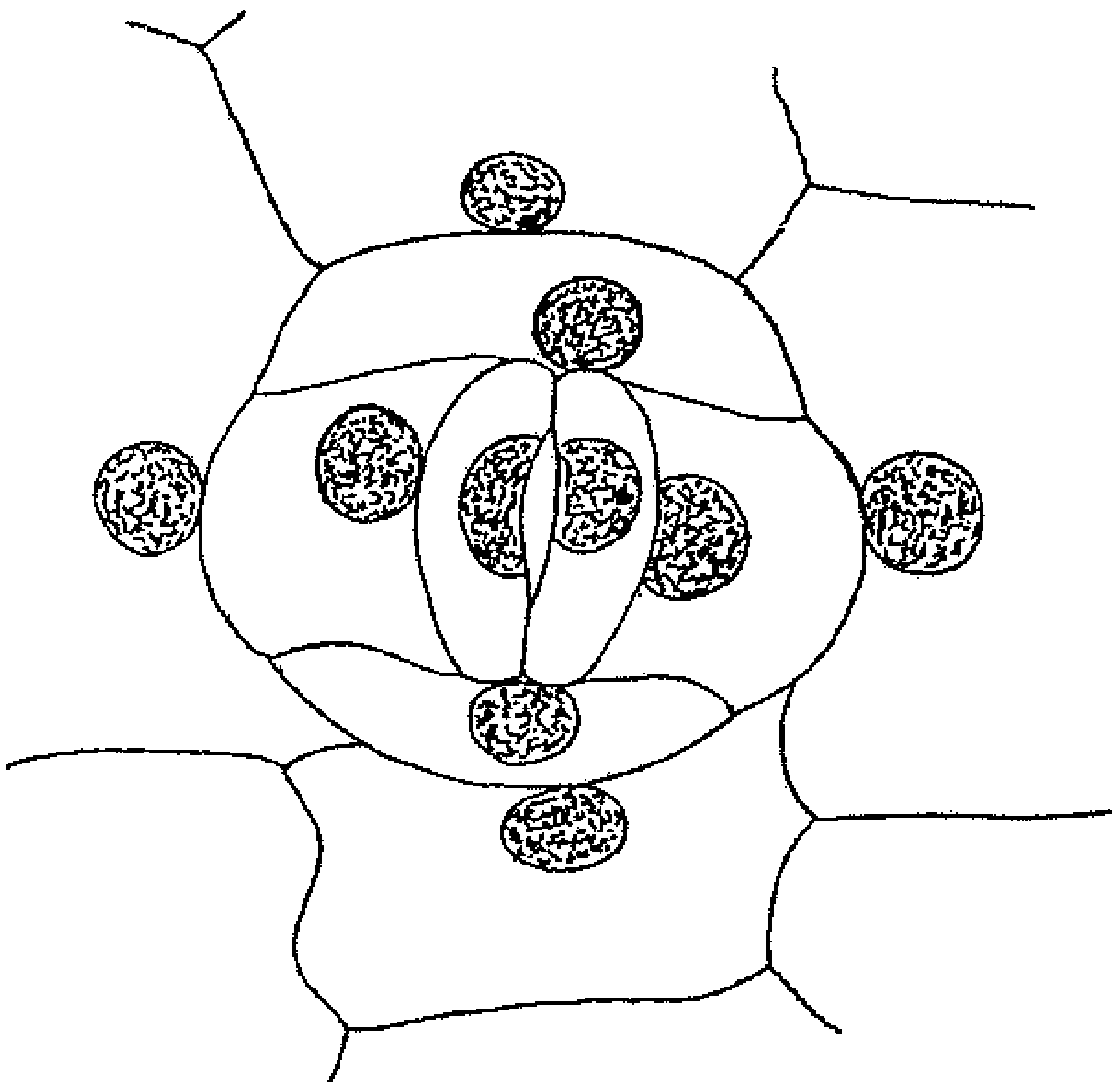


Fig. 9. Spaltöffnung nebst Nebenzellen von Tradescantia pilosa.

Ferner: nicht nur in den Zellen, welche unmittelbar die Schließzellen begrenzen, sondern auch in weiter von diesen entfernten Epidermiszellen ist der Zellkern vielfach so orientiert, daß er den Schließzellen möglichst genähert erscheint. Fig. 9 zeigt den Schließzellen-

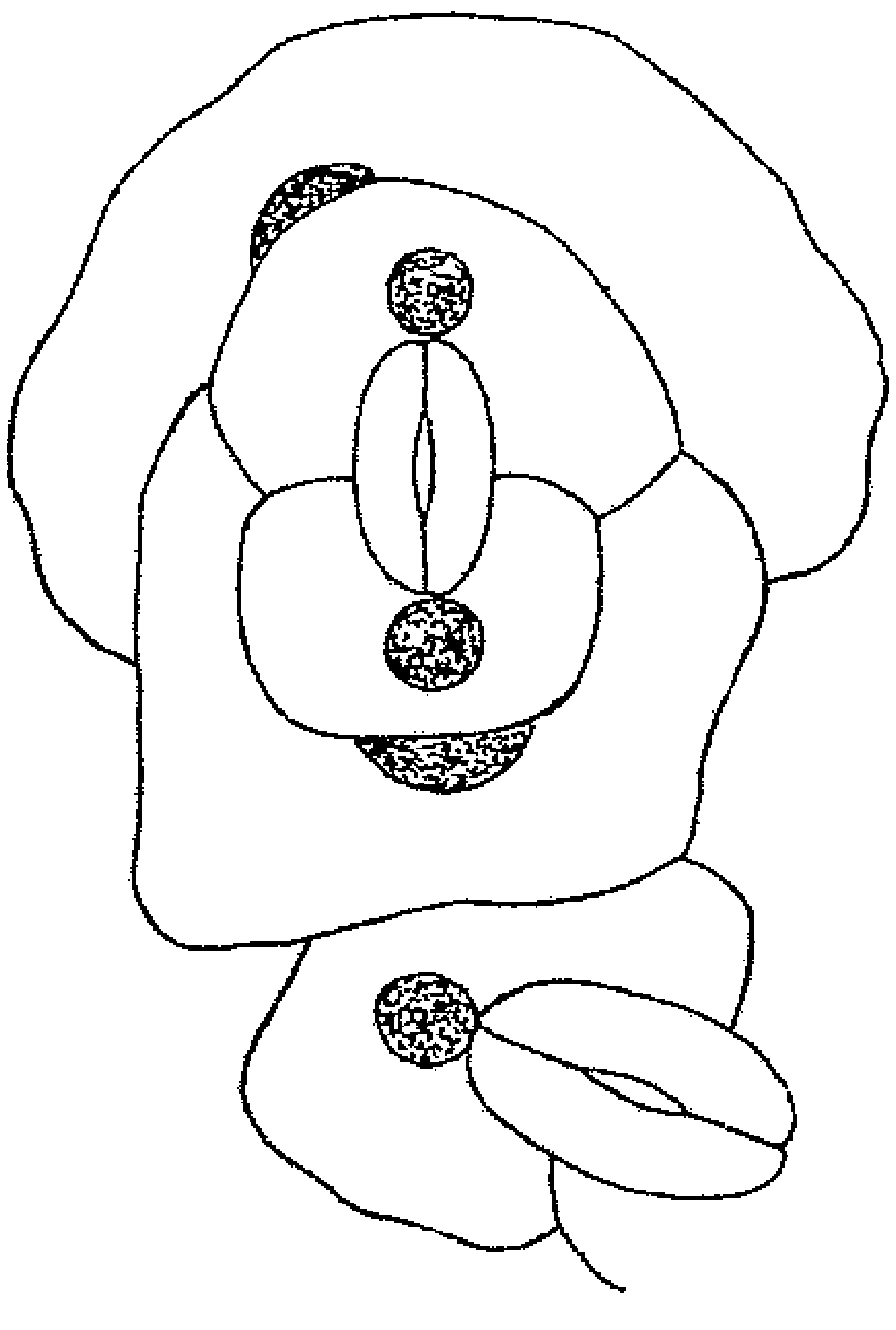


Fig. 10. Schließzellen und Nebenzellen von Acanthus longifolius.

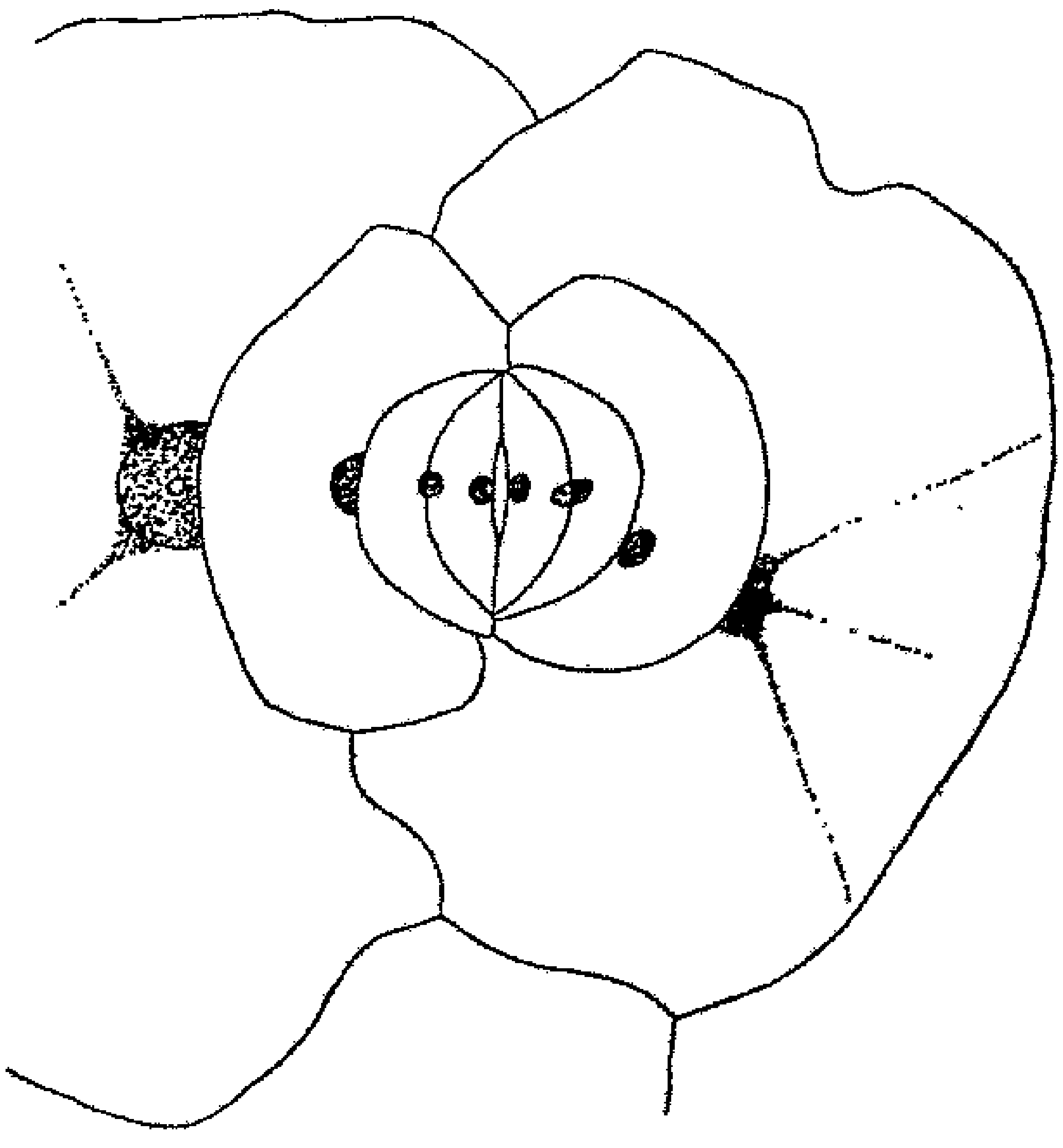


Fig. 11. Schließzellen von Portulacca herbacea.

apparat von Tradescantia pilosa: nicht weniger als acht Zellen rings um das Stoma herum zeigen dieselbe Orientierung des Zellkerns. Dieselben Verhältnisse wiederholen sich auch bei anderen Spaltöffnungstypen, z. B. bei Acanthus (vergl. Fig. 10) oder bei den halbmondförmig umfassenden Nebenzellen von Portulacca (vergl. Fig. 11). Bei letzteren interessiert neben der Lage des Zellkernes auch seine wechselnde Größe: je größer die Entfernung der Nebenzellen vom Stoma, um so größer der Umfang der Zelle und des Zellenkerns. Ferner verweisen wir noch einmal auf Fig. 8: Auch die in dem Zellenkranz rings um die Spaltöffnungsgruppe liegenden Zellkerne sind nach innen, d. h. nach dem Stoma zu orientiert.

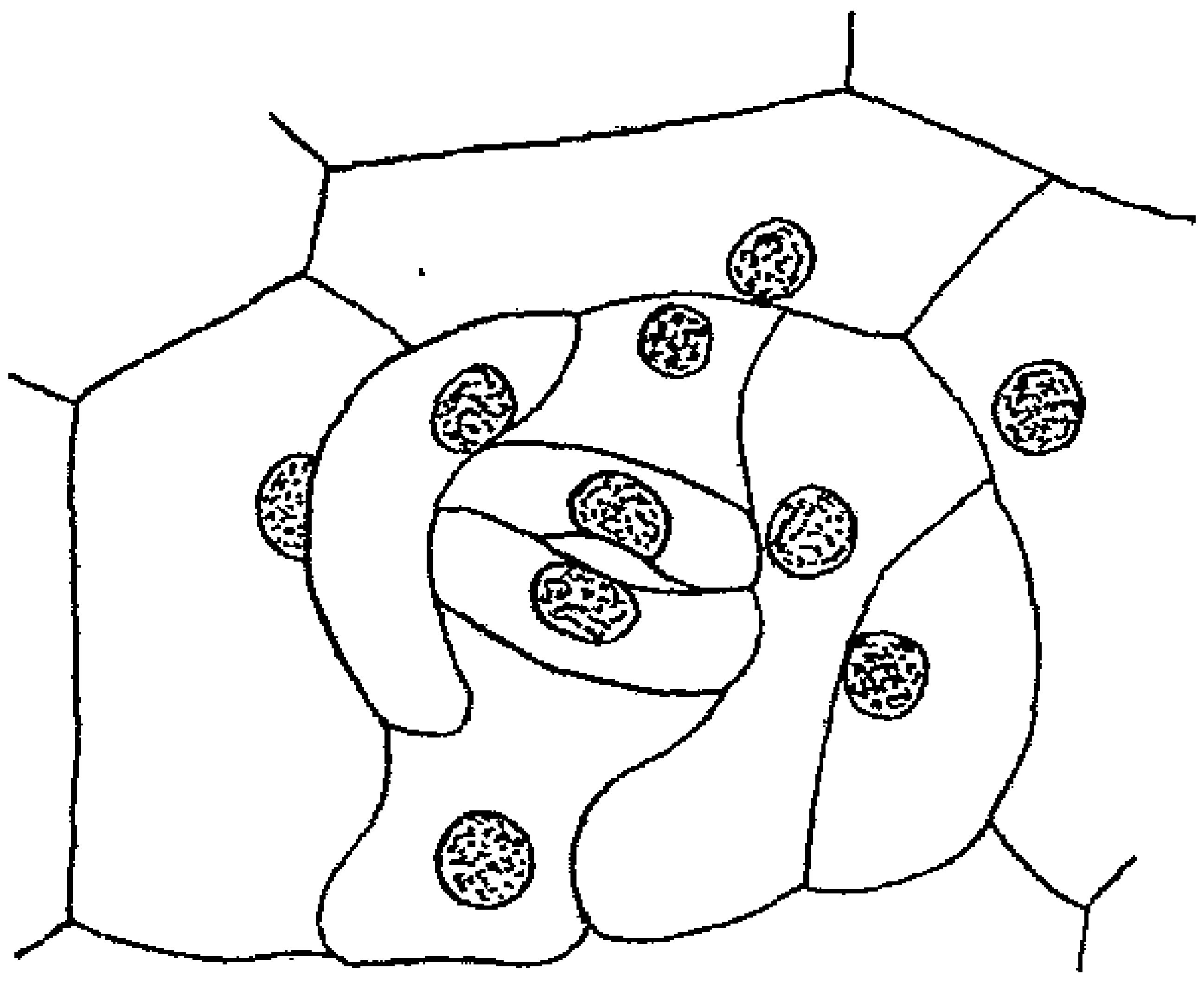


Fig. 12*a*.

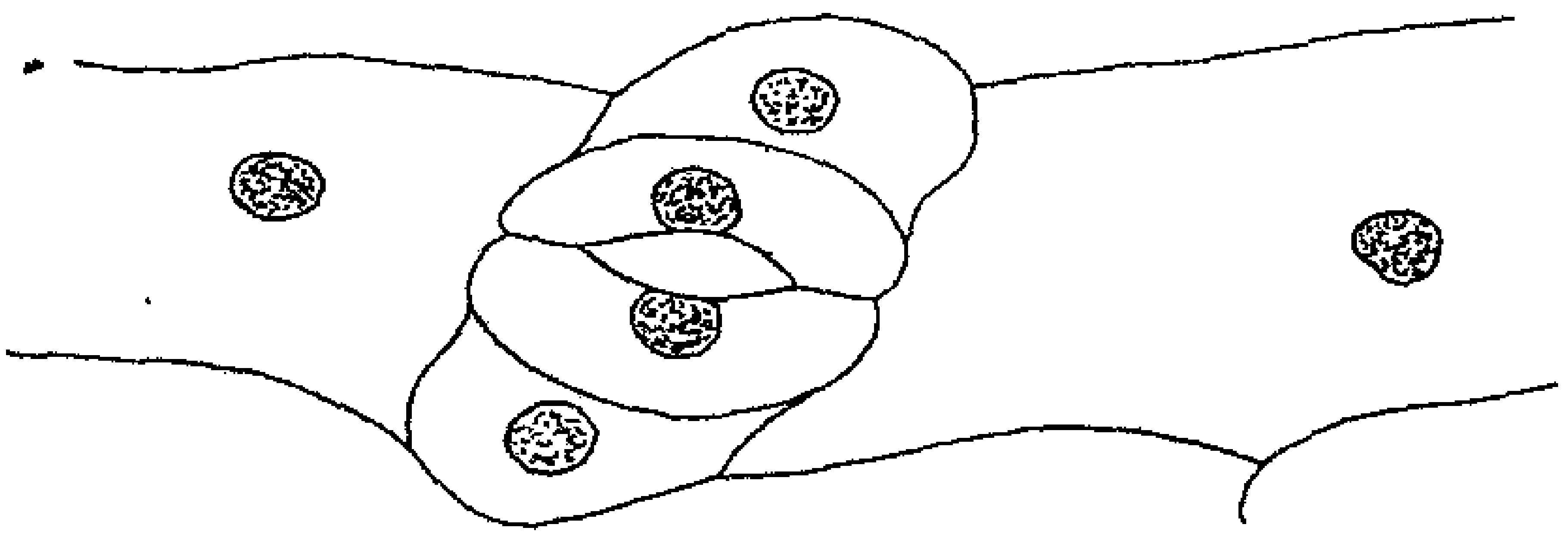


Fig. 12*b*.

Fig. 12. Schließzellen von Tradescantia pilosa. *a* Spaltöffnung mit vier Nebenzellen; *b* Spaltöffnung mit zwei Nebenzellen.

Das entgegengesetzte Verhalten wie bei den angeführten Spaltöffnungsapparaten findet sich bei einer zweiten Gruppe von Fällen, in welchen wir die Zellkerne der Nebenzellen oder der dem Stoma benachbarten Epidermiszellen nicht die Nähe der Schließzellen aufsuchen sehen, oder in welchen nur manche der Nachbarzellen den Kern nach dem Stoma hin orientiert zeigen. Als erstes Beispiel nenne ich die gleichsam deformierten Spaltöffnungsapparate, die sich an den untersten Teilen der Blätter von Tradescantia pilosa häufig finden. Man vergleiche Fig. 12*a*: die beiden Nebenzellen, welche an der Breitseite der Spaltöffnung liegen, haben eine ungewöhnliche, unregelmäßige Form, ihre Zellenkerne liegen nicht den Schließzellenwänden an[1]). Fig. 12*b* ferner zeigt ein Schließzellenpaar von der Stengeloberfläche derselben Pflanze: nur an den

---

[1]) Um mich zu überzeugen, daß die abnormale Lagerung der Zellkerne nicht erst bei der Präparation entstanden war, fertigte ich außer dünnen Flächenschnitten noch sehr dicke an, die gerade noch die Lagerung der Zellkerne wahrzunehmen gestatteten. Auch in ihnen fand ich die durch Fig. 12 veranschaulichten Verhältnisse wieder.

Längsseiten der Spaltöffnungszellen liegen hier zwei Nebenzellen, deren Kerne wie üblich den Schließzellenwänden genähert sind; an den Schmalseiten der Schließzellen grenzen die langgestreckten Epidermiszellen an, — die Kerne der letzteren liegen in beträchtlichem Abstand von den Schließzellen, ungefähr in der Mitte der Zellen. Ferner beobachtete ich ebenfalls an Tradescantia pilosa Fälle, die sich von dem soeben besprochenen nur dadurch unterscheiden, daß die eine der beiden Nebenzellen durch eine zur Richtung des Spaltes senkrecht stehende Wand gefächert worden war: in den dadurch entstandenen beiden Schwesterzellen lag der Kern nicht an der Schließzellenwand, in der gegenüberliegenden Nebenzelle, die ungeteilt geblieben war, nahm der Kern den üblichen Platz an der Schließzellenwand ein. In diesen und ähnlichen Fällen — ich verweile absichtlich bei den bei Tradescantia beobachteten Modifikationen so lange — wird meines Erachtens schon von der Natur der experimentelle Nachweis dafür erbracht, daß die Entwicklung der Schließzellen auch dann ihren normalen Verlauf nimmt, wenn die Lage der Kerne in der Nachbarschaft der Spaltöffnung von der gewöhnlichen abweicht.

Die nächste Figur (13) macht insofern mit neuen Verhältnissen bekannt, als bei den Schließzellen von Scolopendrium vulgare mehr als zwei Nachbarzellen in wechselnder Zahl und unregelmäßiger Gruppierung die Spaltöffnung umfassen. In dem abgebildeten Spezialfalle stoßen drei von den benachbarten Epidermiszellen nur mit ihrer „Schmalseite“ an die Schließzellen, die vierte umfaßt halbmondförmig fast die Hälfte des Schließzellenpaares. Menyanthes trifoliata (Fig. 14) ist ein weiteres Beispiel für diese Art der Zellengruppierung: an der einen der beiden Schmalseiten des Spaltöffnungsapparates liegt eine halbmondförmig umfassende Epidermiszelle; das dargestellte Stoma von Menyanthes wird im ganzen von sechs Epidermiszellen umgeben. Prüfen wir in Fig. 13 und 14 die abgebildeten Epidermiszellen auf die Lage ihrer Zellkerne, so stellt sich heraus, daß beide Male nur in derjenigen Zelle, die wir als halbmondförmig umfassend bezeichneten, der Kern der Schließzellenwand genähert oder angelagert erscheint, in den übrigen Epidermiszellen sind keine Beziehungen zwischen der Nähe des Stomas und der Lage des Zellkerns erkennbar.

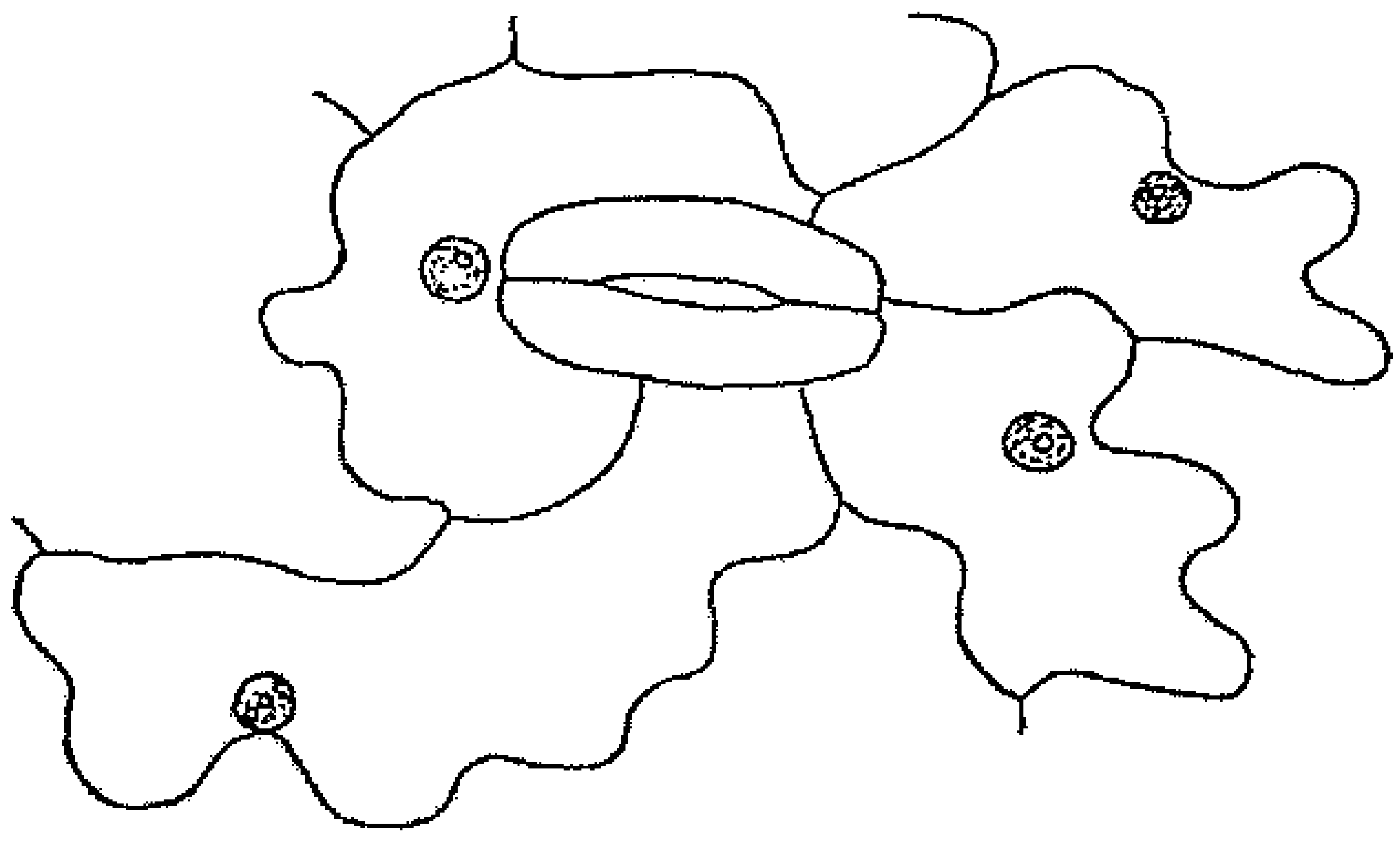


Fig. 13. Schließzellen von Scolopendrium vulgare.

Die in Fig. 15 dargestellte Osmunda regalis soll die Reihe der Beispiele schließen: das Schließzellenpaar wird hier von fünf Epidermiszellen eingeschlossen, die alle nur mit schmalen Strecken an die Schließzellen angrenzen und nirgends diese irgendwie halbmondförmig umfassen.

Indem wir unsere Beobachtungen zusammenfassen, können wir konstatieren, daß in manchen Fällen (typische Kernverteilung bei Tradescantia, Begonia usw.) die Kerne sämtlicher, die Schließzellen einsäumender Zellen zentripetal jenen genähert erscheinen und sogar nicht nur die unmittelbar an die Schließzellen angrenzenden, sondern auch die von ihnen durch eine oder mehrere Zellen getrennten dieselben Kernlagerungsverhältnisse erkennen lassen. Ferner: bei andern Pflanzen und in andern Fällen erscheinen nur in einigen der das Schließzellenpaar umgebenden Epidermiszellen die Kerne nach dem Spaltöffnungsapparat hin verschoben, und schließlich fehlt es auch nicht an Pflanzen, deren Schließzellenwände nirgends von den Zellkernen der benachbarten Epidermiszellen „aufgesucht“ werden. Gleichzeitig erkennen wir, daß beim ersten Typus es sich um Spaltöffnungsapparate handelt, deren Nebenzellen halbmondförmig oder doch bogenähnlich gekrümmt sind und deren Konkavität den Schließzellen zugewandt ist. Bei denjenigen Pflanzen, bei welchen wir nur in einer Zelle den Kern dem Schließzellenpaar angelagert fanden, ist auch nur eben diese eine Epidermiszelle gekrümmt und halbmondähnlich gestaltet. Je größer die Zahl der Zellen wird, welche das Schließzellenpaar umfassen, um so weniger hat im allgemeinen die — caeteris paribus immer kürzer werdende —

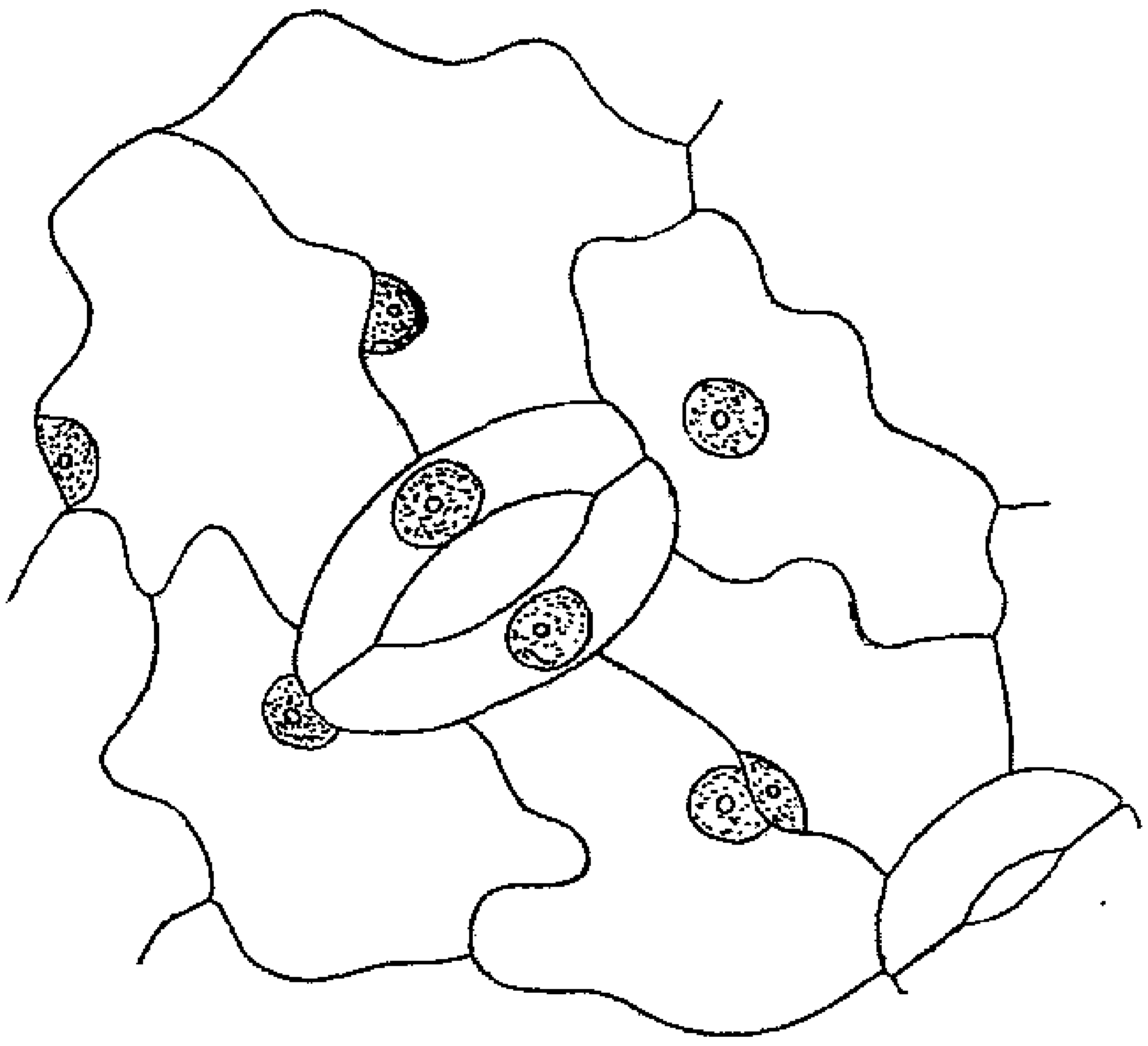


Fig. 14. Schließzellen von Menyanthes trifoliata.

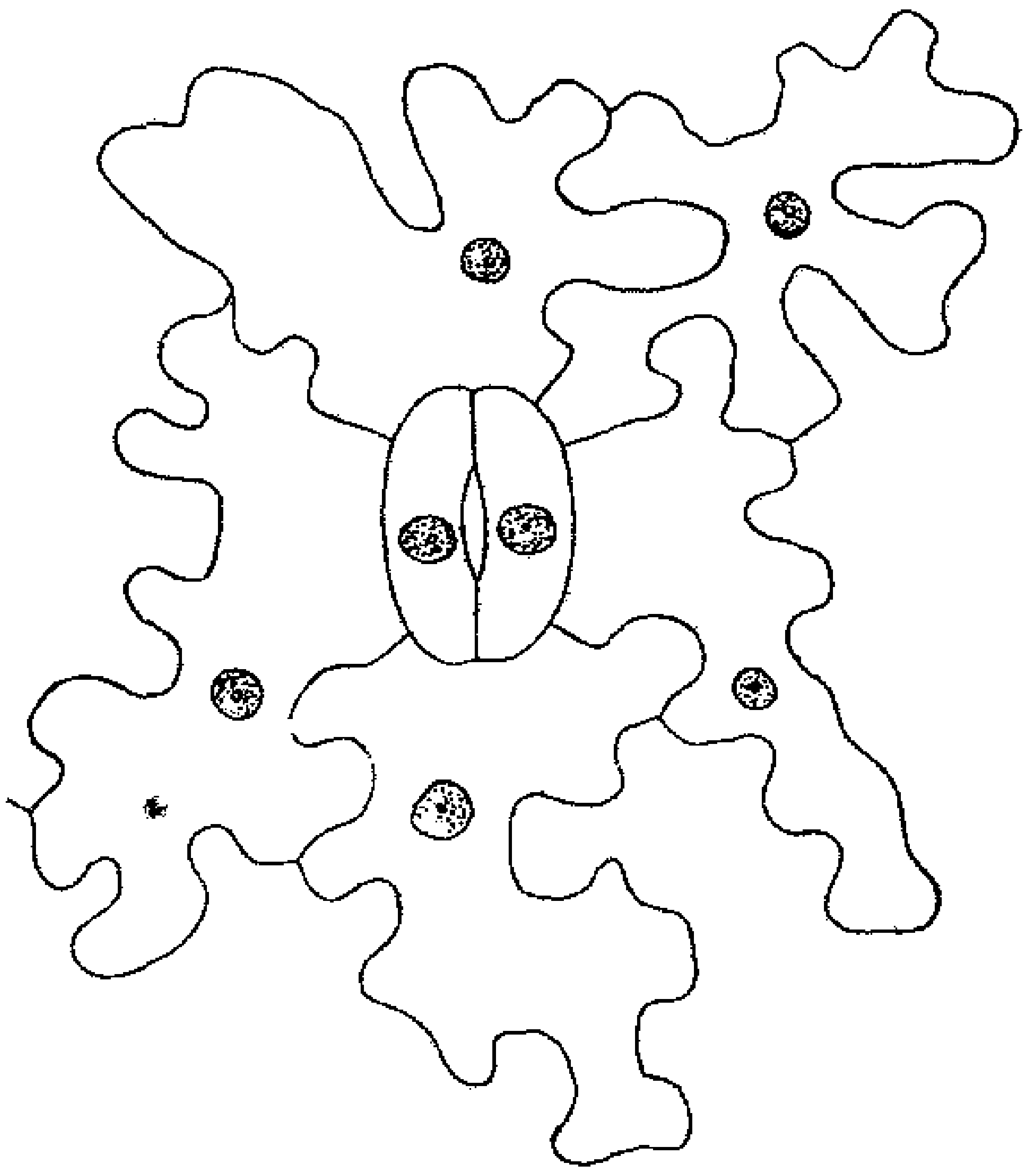


Fig. 15. Schließzellen von Osmunda regalis.

Grenzstrecke des Schließzellenumfangs bestimmenden Einfluß auf die Form der Nachbarzelle und um so mehr entfernt sich ihre Gestalt von der halbmondförmig umfassenden oder wenigstens sichelförmig gekrümmten. Ich möchte hiernach der Auffassung Raum geben, daß die Form der Zelle es ist, welche wenigstens indirekt die Lage des Zellkerns bestimmt: wir finden diesen stets an der konkaven Seite der gekrümmten Epidermiszelle. In Übereinstimmung damit liegt — wie Hanstein und Haberlandt bereits hervorgehoben haben (s. oben) — in den Schließzellen selbst der Zellkern an der inneren Seite. Ferner scheint mir für meine Auffassung der Wechsel in der Zellkernlage zu sprechen, den wir beispielsweise bei Iris-Blattepidermen beobachten können; jugendliche Schließzellen von Iris springen stark vor und beeinflussen dadurch die Form der an ihren Längsseiten anliegenden Epidermiszellen; der Zellkern dieser beiden — im Gegensatz zu den an den Schmalseiten angrenzenden Epidermiszellen — liegt in jugendlichen Entwicklungsstadien an der Schließzellenwand; später bei weiterem Wachstum der Zellen schwindet der formbestimmende Einfluß der Spaltöffnungszellen mehr und mehr, und der Kern der letzteren liegt später in der Mitte der Zelle, ohne örtliche Beziehungen zu den Schließzellen erkennen zu lassen.

Ich glaube auf Grund meiner anatomischen Untersuchungen das Resultat gewonnen zu haben, daß eine Mitwirkung der Kerne benachbarter Zellen am Zustandekommen und der Ausbreitung der Schließzellen nicht wahrscheinlich ist oder zum mindesten die Lagerungsverhältnisse der Zellkerne eine solche Mitwirkung zu erschließen nicht gestatten, — und möchte annehmen, daß nicht die Notwendigkeit seiner Mitwirkung und seiner Nähe den Zellkern in die Nähe der Schließzellen führt, sondern physikalische Agentien seine Anlagerung an die konkave Wand bedingen oder begünstigen. Wir dürfen nicht verschweigen, daß es nicht an Pflanzen fehlt, bei welchen der Zellkern auch in halbmondförmigen Zellen der konkaven Seite fern bleibt — so z. B. finden sich in der unterseitigen Blattepidermis von Canna indica sehr viele Spaltöffnungen, die in Anordnung der Nebenzellen und in der Lage der Zellkerne denen der Tradescantien gleichen, und daneben solche, in welchen eine oder zwei der fraglichen Nachbarzellen ihren Kern nicht mehr „typisch“ einstellen. Diese und ähnliche Ausnahmen setzen die Bedeutung der Regel aber durchaus nicht herab, nach welcher zwischen der Lage des Zellkerns und der Form der Zelle Beziehungen existieren. Dafür spricht außer den angeführten Beobachtungen, daß auch in halbmondförmigen Zellen ganz anderer Art dieselben Kernstellungsverhältnisse wiederkehren. So gibt Haberlandt[1]) für die hörnchenförmig gekrümmten Mesophyllzellen der Kiefernadeln (Pinus pumilio), welche unter einer Spaltöffnung liegen, an, daß der Zellkern an der konkaven Seite der Zelle liege. Welcher Art die Faktoren sind, welche den Kern die konkave Seite der Zellwand bevorzugen lassen, läßt sich durch anatomische Untersuchungen allein nicht ergründen; für wahrscheinlich halte ich es, daß wenigstens in vielen Fällen der Zellkern nicht durch (aktive oder passive) Bewegung an die konkave Seite gelangt, sondern von vornherein an dieser liegen bleibt, wenn die Zelle wächst und ihre endgültige Form annimmt. Fig. 16 stellt einen sehr jungen Spaltöffnungsapparat vom Blatt der Tradescantia pilosa dar; die vier Nebenzellen sind außerordentlich schmal, der Kern in ihnen liegt gleichzeitig beiden opponierten Längswänden an. Wenn die Zellen wachsen, bleibt der Kern — vielleicht durch einfache physikalische Faktoren veranlaßt — an der konkaven Längsseite liegen und entfernt sich von der andern immer mehr, je weiter das Wachstum der Zelle fortschreitet.

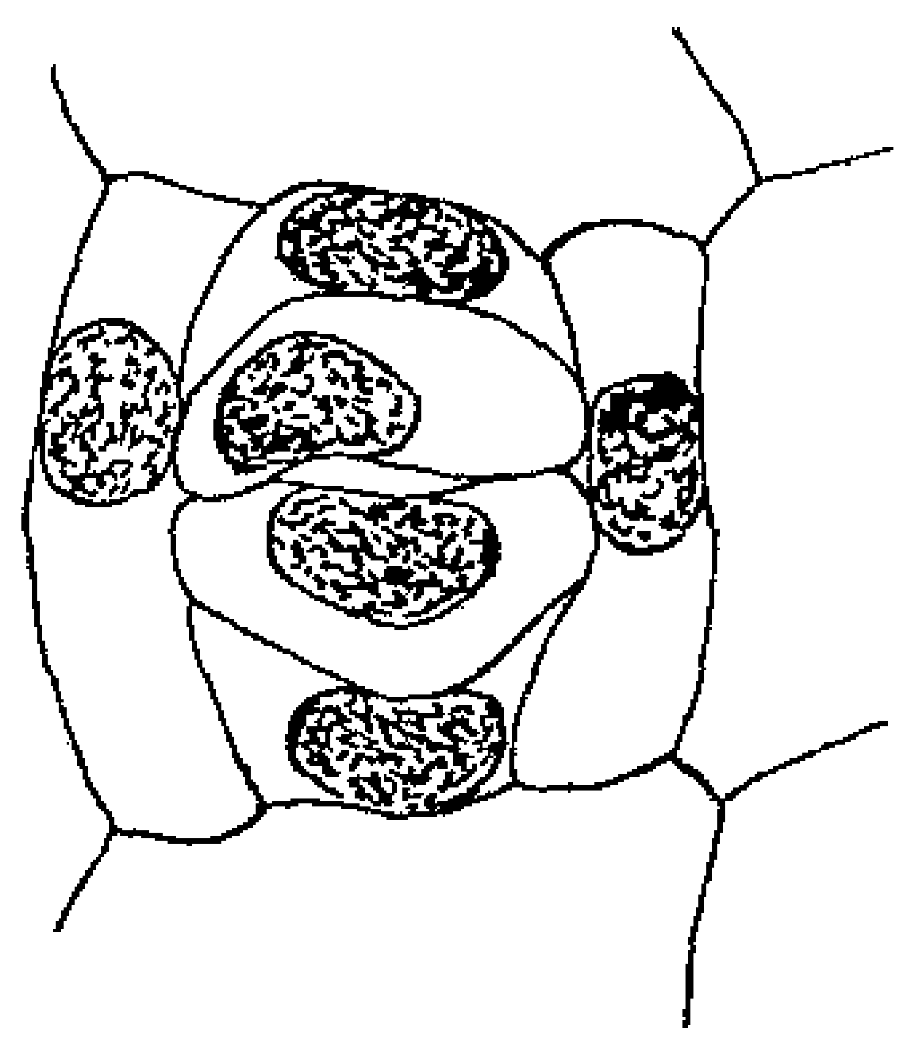


Fig. 16. Jugendlicher Spaltöffnungsapparat von Tradescantia pilosa.

### 3. Die Lage des Zellkerns in Zellen mit verdickter Membran.

Haberlandt macht (a. a. O. pag. 17 ff.) darauf aufmerksam, daß in Zellen, deren Wände eine lokale Verdickung erfahren, der Zellkern an denjenigen Stellen sich befindet, an welchen die lebhafteste Membranproduktion sich abspielt: in Epidermen mit verdickten Außenwänden liegt der Zellkern an den Außenwänden, in Epidermen mit verdickten Innenwänden liegt er an den Innenwänden.

Von den zahlreichen Objekten, die ich näher prüfte, will ich nur folgende erwähnen.

Eingehend untersucht wurde die Epidermis einer im Hallenser botanischen Garten als intermedia kultivierten Gasteria-Art, die im Bau der Epidermis im wesentlichen mit der von Haberlandt studierten Aloe verrucosa übereinstimmt. Beachtenswert ist zunächst, daß die Zellmembran in jungen Epidermiszellen, deren Außenwände erst schwache Verdickung aufweisen, stets der Innenwand anliegen und erst in späteren Entwicklungsstadien sich von dieser entfernen und sich der Außenwand nähern. Ähnliche Ortsveränderungen der Kerne wie bei Gasteria habe

---

1) Beziehungen, Taf. I, Fig. 30, pag. 44.

ich bei Agave americana (vergl. Fig. 17*a* und *b*) beobachten können, sowie in der Epidermis von Opuntia camanchica. Bei den Gasterien, die ich untersuchte, liegt der Zellenkern schließlich der Außenwand an oder ist ihr doch sehr nahe. Dieselben Verhältnisse zeigte Agave, von der ich die Blätter kleiner Wurzelschößlinge untersuchte.

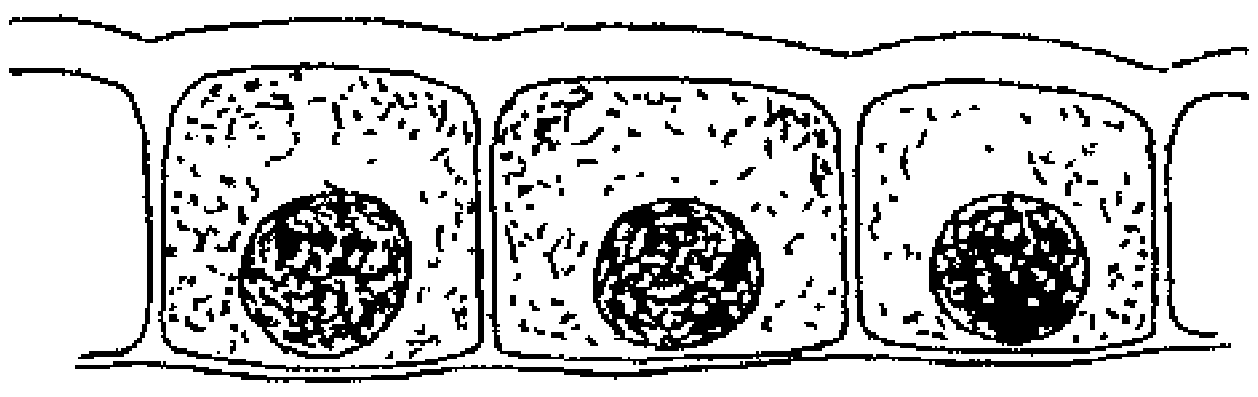


Fig. 17*a*.

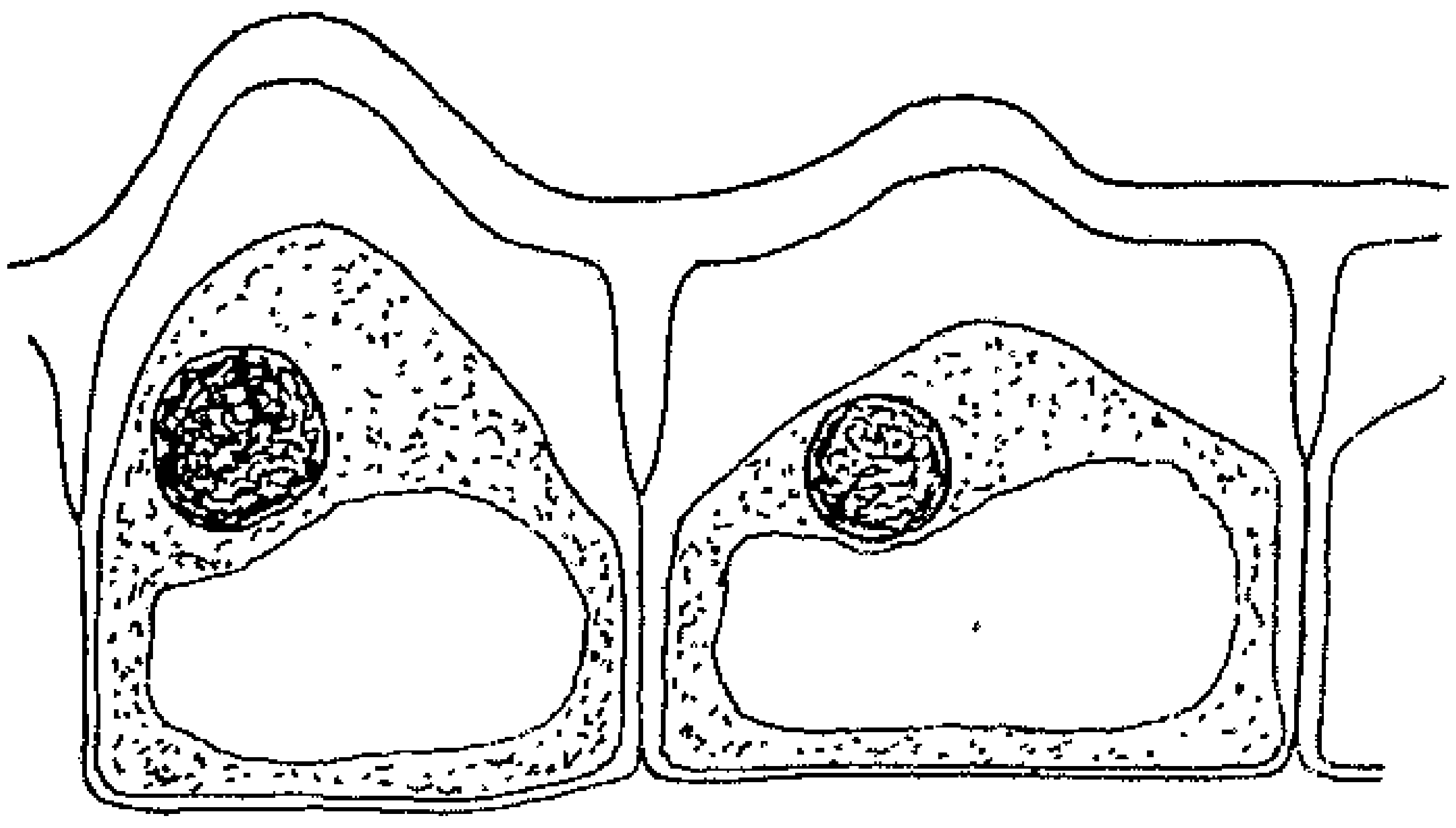


Fig. 17*b*.

Fig. 17. Ortsveränderungen in den Epidermiszellen von Agave americana (Querschnitte durch das Blatt parallel zur Längsachse des letzteren). *a* Junge Epidermis, der Zellkern liegt an der Innenwand; *b* alte Epidermis, der Zellkern liegt an der Außenwand.

Stimmen diese und zahlreiche andere Fälle mit Haberlandts Theorie überein, so sehen wir in anderen gerade umgekehrte Lagerungsverhältnisse verwirklicht. Als Beispiele nenne ich die aus Haberlandts Werk über die Sinnesorgane der Pflanzen[1]) bekannten „Fühlpapillen" von Centaurea orientalis; an ihnen läßt sich nicht unerhebliche Membranverdickung an der Spitze beobachten, ohne daß der Kern besondere örtliche Beziehungen zu dem Ort der Membranablagerung erkennen ließe. Epidermispapillen, welche den von Haberlandt für die Antennen von Catasetum Darwinianum angegebenen (a. a. O. Tafel III, Fig. 7) ähnlich sind, beobachtete ich bei den Laubblättern von Iris Pseud-Acorus (vergl. Fig. 18). Die Übereinstimmung besteht darin, daß der Kern der Innenwand anliegt — der Papille diametral gegenüber. Die Membranverdickung der Epidermisaußenwände von Iris ist bescheiden, aber deutlich erkennbar.

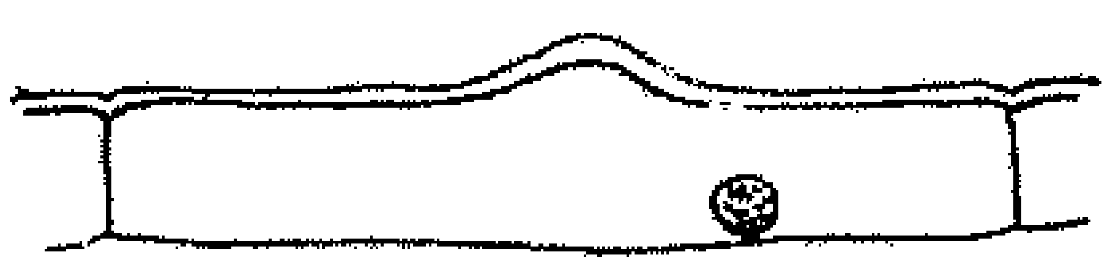


Fig. 18. Jugendliche Epidermiszelle von Iris Pseud-Acorus.

Beispiele dafür, daß in Epidermiszellen mit verdickten Außenwänden auch dann, wenn es nicht zur Papillenbildung kommt, ihre Zellkerne an die Außenwände postiert erscheinen, werden bei Haberlandt[2]) ausführlich geschildert: So liegen in den Epidermiszellen von Tradescantia viridis die Kerne fast ausnahmslos den sich verdickenden Außenwänden an; weitere Beispiele liefern die Orchideen, ferner Luzula maxima u. v. a. Ein sehr instruktives Beispiel scheinen mir die Annulus-Zellen der Polypodiaceensporangiums zu sein; in ihnen liegen die Zellkerne stets der verdickten Innenwand an. Es fehlt aber auch nicht an Gegenbeispielen, welche zeigen, daß der Kern bei vielen Pflanzen keineswegs die sich verdickenden Wände aufsucht, vielmehr ihnen dauernd fernbleiben kann.

---

[1]) Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901 (erste Auflage), Tafel II, Fig. 21.

[2]) Beziehungen usw., pag. 17.

Bei jungen Blättern von Hakea acicularis, deren Epidermiszellen bereits stattlich verdickte Außenwände aufweisen, sah ich den Zellenkern fast niemals an der Außenwand liegen, sondern fast stets an einer der Seitenwände oder sogar an der Innenwand. Daß in mäßig verdickten Epidermiszellen der Kern an der zarten Innenwand liegen bleibt, scheint ein häufiger Fall zu sein; als Beispiele nenne ich die Blattepidermen von Iris und Listera und verweise noch auf Haberlandts Abbildung von Vinca[1]. Die Endodermen der Farngefäßbündel haben bekanntlich stark verdickte Innenwände; an Aspidium articulatum fiel mir bei Untersuchung jugendlicher Blattspindeln auf, daß die Kerne der Endodermiszellen dem verdickten Teil der Membran sehr oft fernbleiben. Sehr häufig scheint bei Fruchtschalen, deren Epidermen sich außen vielfach kräftig verdicken, der Fall zu sein, daß der Zellkern an der dünnen Innenwand der Epidermiszellen liegen bleibt. Am instruktivsten von den mir bekannten Beispielen sind wohl die Fruchtschalen von Passiflora gracilis. In den Epidermen des Fruchtknotens liegen die Zellkerne der Innenwand an, und bei dieser verbleiben sie auch, wenn später die Epidermiszellen unter starkem tangentialen Wachstum ihre Außenwände verdicken. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei Gossypium herbaceum, bei Kruziferen (z. B. Raphanus caulescens) u. a.

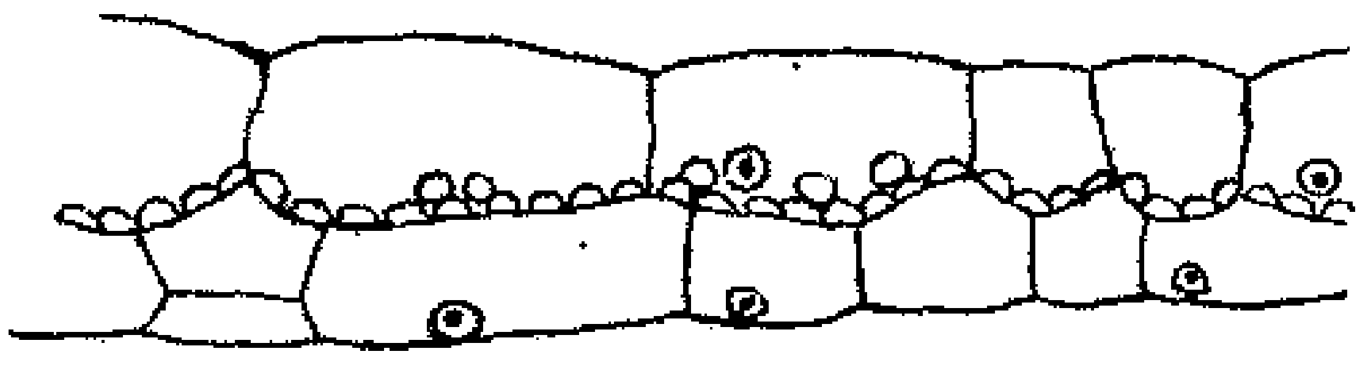


Fig. 19. Unterseitige Epidermis eines Nymphaeablattes nebst der angrenzenden Mesophyllschicht.

Wir erwähnten oben, daß zuweilen die Zellkerne der sich verdickenden Außenwand ursprünglich fern liegen und sich ihr erst später nähern. Es fehlt schließlich auch nicht an Beispielen dafür, daß die Zellkerne regelmäßig die Wanderung nach der Außenwand ausführen, ohne daß diese irgend welche Verdickung erführe. Fig. 19 stellt die untere (benetzte) Epidermis eines Nymphaeablattes und die ihr anliegende Mesophyllschicht dar. Die Kerne liegen in den Epidermiszellen ebenso wie die Zellkerne und Chromatophoren in der benachbarten Mesophyllschicht den Außenwänden an; die Außenwände der Epidermiszellen bleiben dauernd zart. Ebenso liegen die Verhältnisse bei der unterseitigen Blattepidermis von Trianea bogotensis; auch in ihren Zellen liegen die Kerne den zart bleibenden Außenwänden an. Sehr übersichtlich sind die Kernlagerungsverhältnisse in den Zellen der Farnarchegonien (vergl. Fig. 20), — zur Untersuchung kamen nicht näher bestimmte Polypodiaceenprothallien. Mit auffallender Regelmäßigkeit liegen die Kerne der Halszellen den Außenwänden an.

---

[1] Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905, Tafel I, Fig. 20.

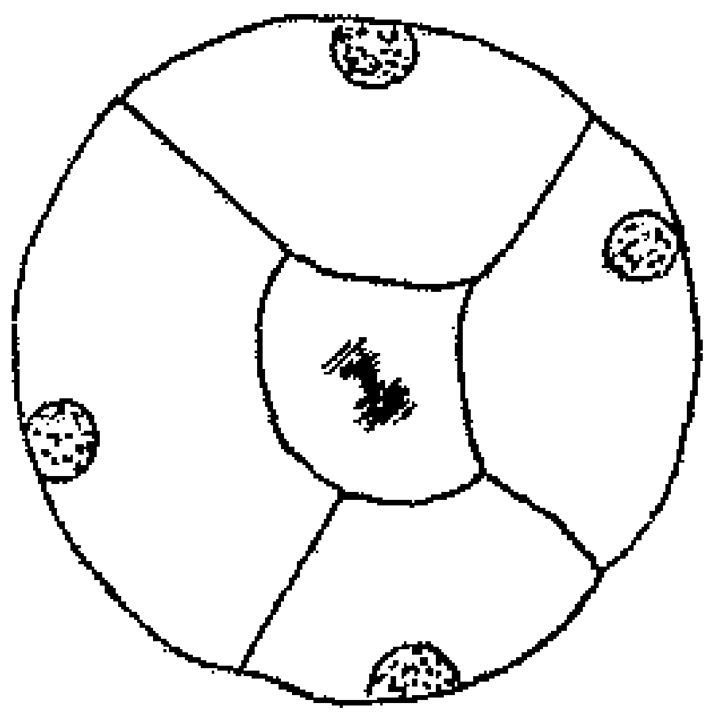


Fig. 20. Querschnitt durch ein Polypodiaceen-Archegonium.

Das Ergebnis unserer Beobachtungen können wir folgendermaßen zusammenfassen: Es fehlt gewiß nicht an Fällen, in welchen der Zellkern die durch besonderes Dickenwachstum der Membran ausgezeichneten Stellen „aufsucht“; in vielen anderen aber bleibt der Zellkern diesen Stellen fern, oder er führt Wanderungen aus, ohne daß an deren Ziel eine besonders reichliche Zellulosebildung stattfände. Es frägt sich hiernach, ob den Fällen der ersten Art beweisende Kraft für die Annahme zuzusprechen ist, daß in der Lage des Zellkerns der Ausdruck für die Rolle, die er beim lokalen Dickenwachstum der Zellwand spielt, zu suchen sei. Ich komme auch im vorliegenden letzten Abschnitt meiner Betrachtungen zu dem Ergebnis, daß jenen Beispielen diese beweisende Kraft durchaus abgeht, und daß ich Haberlandts teleologischen Erklärungsversuch auch bei dieser Gruppe von Erscheinungen nicht anzuerkennen vermag. Vielleicht sind in den von Haberlandt angeführten und allen analogen Fällen z. B. die Wanderung des Zellkerns nach der Außenwand und die Verdickung der letzteren nur insofern mit einander verkettet vorzustellen, als sie gleichzeitig eintretende Folgen irgendwelcher Geschehnisse im Zellenleben sind. Was für Faktoren freilich die eine und die andere veranlassen, welche Faktoren den Zellenkern bald an die Außenwand der Zellen führen, bald an die Innenwand bringen, ihn bald an die Stelle reichlichster Zellulosebildung, bald an andere Plätze rücken lassen, bleibt durchaus unklar.

Halle a. S., Botanisches Institut der Universität.

# Über Wachsdrüsen auf den Blättern und Zweigen von Ficus.

Von **O. Renner**, München.

(Mit 16 Textfiguren.)

Als extranuptiale Nektarien beschreibt Antonietta Mirabella[1]) drüsige Flecke mit Palisadenepithel, die auf der Unterseite der Blätter verschiedener Arten von Ficus vorkommen, teils auf dem Mittelnerv an der Stelle, wo der Blattstiel in die Lamina übergeht, teils in den Winkeln zwischen dem Mittelnerv und den Seitennerven oder auch in den Winkeln der höheren Nervenverzweigungen. In einem Fall wurden ihr ebensolche Drüsen auf dem Zweig, paarweise neben den Insertionen der Blattstiele, bekannt. Wenn die Verfasserin glaubt, daß vor ihr niemand auf die Drüsen aufmerksam geworden sei, und daß sie sogar dem Monographen der asiatischen Arten von Ficus, King, entgangen seien, so ist das ein Irrtum. Schon Blume[2]) kennt das auffallendste Beispiel, wenn er F. diversifolia beschreibt mit „foliis glandulis saepe atropurpureis in axillis venarum notatis“. Einer anderen Spezies gibt er nach derselben Eigentümlichkeit den Namen: F. biglandula Bl. „foliis subtus biglandulosis“[3]). Von Wallich stammen dann die Speziesnamen F. glandulifera und F. uniglandulosa. Diese Beobachtungen beziehen sich auf die mehr in die Augen fallenden Drüsen in den Nervenwinkeln. Dagegen hat Miquel[4]) die mediane Drüse auf dem Mittelnerv bei Urostigma tomentellum bemerkt, wenn er schreibt: „petioli . . . ubi in costam transeunt macula nunc pallida collapsa, quasi e glandula exsiccata, notati“.

---

[1]) A. Mirabella, I nettarî extranuziali nelle varie specie di Ficus. Nuovo Giornale Botanico Italiano II (1895), pag. 340.

[2]) Blume, Bijdragen tot de Flora van Nederlandsch Indië (1825), pag. 456.

[3]) Blume, ibid., pag. 475.

[4]) Miquel, Urticineae in „Martii Flora Brasiliensis“, Vol. IV, pars I (1853), pag. 94.

Bei **Bentham** und **Hooker**[1]) ist die Angabe **Blumes** über F. diversifolia zitiert. **Solms-Laubach**[2]) findet, daß die Blätter von F. diversifolia „mit schön gelben Punkten verziert“ sind. **King**[3]) erwähnt die Drüsen ebenfalls nur bei F. diversifolia und berichtet ausführlich: „The leaves . . . glandular at the base“ (vom Verf. nicht beobachtet) und dazu „the midrib bifurcating . . . with a dark coloured gland in the bifurcations“ bezw. „glands in the axils of 2 or 3 of the lower lateral nerves“ bei den verschiedenen Blattformen, denen die Pflanze ihren Namen verdankt. Die erste Form ist sogar auf Tafel 175 mit den Drüsen abgebildet. Daß **King** die Drüsen aber nur bei der angeführten Art gekannt hat, ist sehr unwahrscheinlich. Schon die angegebenen Speziesnamen der älteren Autoren mußten ihn auf die weitere Verbreitung der „glands“ aufmerksam machen. Was ihn veranlaßte, von der Berücksichtigung dieser Organe in der Speziesbeschreibung abzusehen, war wohl der Umstand, daß die Drüsen am Herbarmaterial oft außerordentlich schwer zu finden sind und seine Arbeit rein praktisch systematischen Zwecken dient.

Nach A. **Mirabella** sind die „extranuptialen Nektarien“ noch bei **Hansgirg**[4]) erwähnt. Es heißt hier: „Die Gattung Ficus umfaßt eine größere Anzahl von Arten mit myrmekophilen Blättern, welche mit zwei Nektardrüsen an der Blattbasis (F. asperior, diversifolia u. a.) oder mit zahlreichen nektarsezernierenden Drüsen an der Blattunterseite (in den Winkeln der Seitennerven mit dem Medianus) versehen sind (F. populifolia, bengalensis, Daemonum u. a.)“. Daß F. populifolia und bengalensis eine einzige mediane Drüse besitzen, ist schon bei **Mirabella** zu lesen. Wie **Hansgirg** zu der falschen Darstellung kommt, läßt sich leicht erraten, hat aber hier für uns kein Interesse.

Noch ist zu bemerken, daß auch bei **Mirabella** einige unrichtige Angaben sich finden, die auf Fehlern in der Bestimmung des Gartenmaterials beruhen müssen. F. infectoria soll nämlich mehrere seitliche Drüsen, F. pandurata Hance und F. Abelii Miq. (= pyriformis Hook. et Arn.) eine mediane Drüse besitzen. F. pandurata ist dem Verf. zwar nicht bekannt, kann aber nach der Stellung im System keine mediane Drüse besitzen.

---

1) **Bentham** et **Hooker**, Genera Plantarum, Vol. III, pars I (1880), p. 369.

2) **Solms-Laubach**, Die Geschlechterdifferenzierung bei den Feigenbäumen. Bot. Zeit. 1885, pag. 519.

3) **King**, The species of Ficus of the Indo-Malayan and Chinese countries. Annals of the Royal Botanic Garden, Calcutta, Vol. I (1887—88), pag. 139 und tab. 175.

4) **Hansgirg**, Phyllobiologie (1903), p. 248.

Auf den Drüsen fand Fräulein Mirabella „un tenue strato di materia, che ha l'aspetto di una forfora bianca e che al tatto si disfà in una polvere finissima". Von der Überzeugung ausgehend, daß Organe wie die vorliegenden nur Nektarien sein könnten, untersuchte sie das Sekret mit der unverrückbaren Absicht, Zucker darin zu finden — daß die Ausscheidung von Zucker in fester Form, bezw. die Ausscheidnng von Zucker ohne dadurch bedingte Wassersekretion etwas sehr Merkwürdiges wäre, wurde übersehen —, und die Folge war, daß die Beobachtungen so weit mißdeutet wurden, bis im Endresultat die fragliche Substanz als Zucker erschien und damit die Drüsen als extranuptiale Nektarien identifiziert waren. Wie gleich jetzt bemerkt werden mag, handelt es sich in Wirklichkeit um Wachs. Der Gegenstand scheint dem Verf. von allgemeinerem Interesse, und er hält es deshalb nicht für überflüssig, die Verhältnisse ausführlich zu schildern, auch soweit sie schon von Fräulein Mirabella dargestellt sind. Die Zeichnungen, die die anatomischen Daten erläutern sollen, sind bei Mirabella derart schematisiert, daß der Verf. sich auch hier berechtigt glaubt, die Darstellung so zu gestalten, als ob die erste Untersuchung nicht vorhanden wäre.

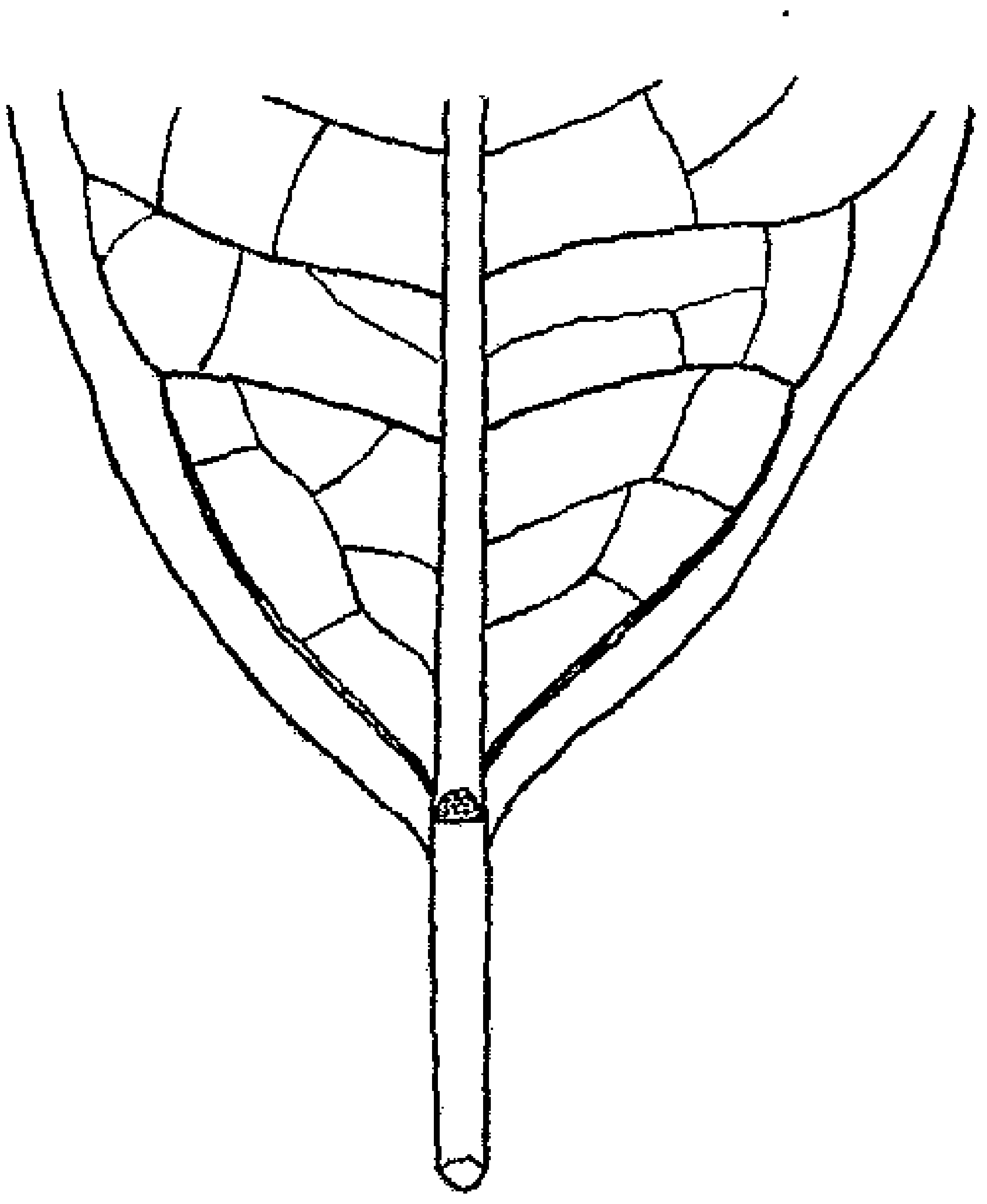


Fig. 1.

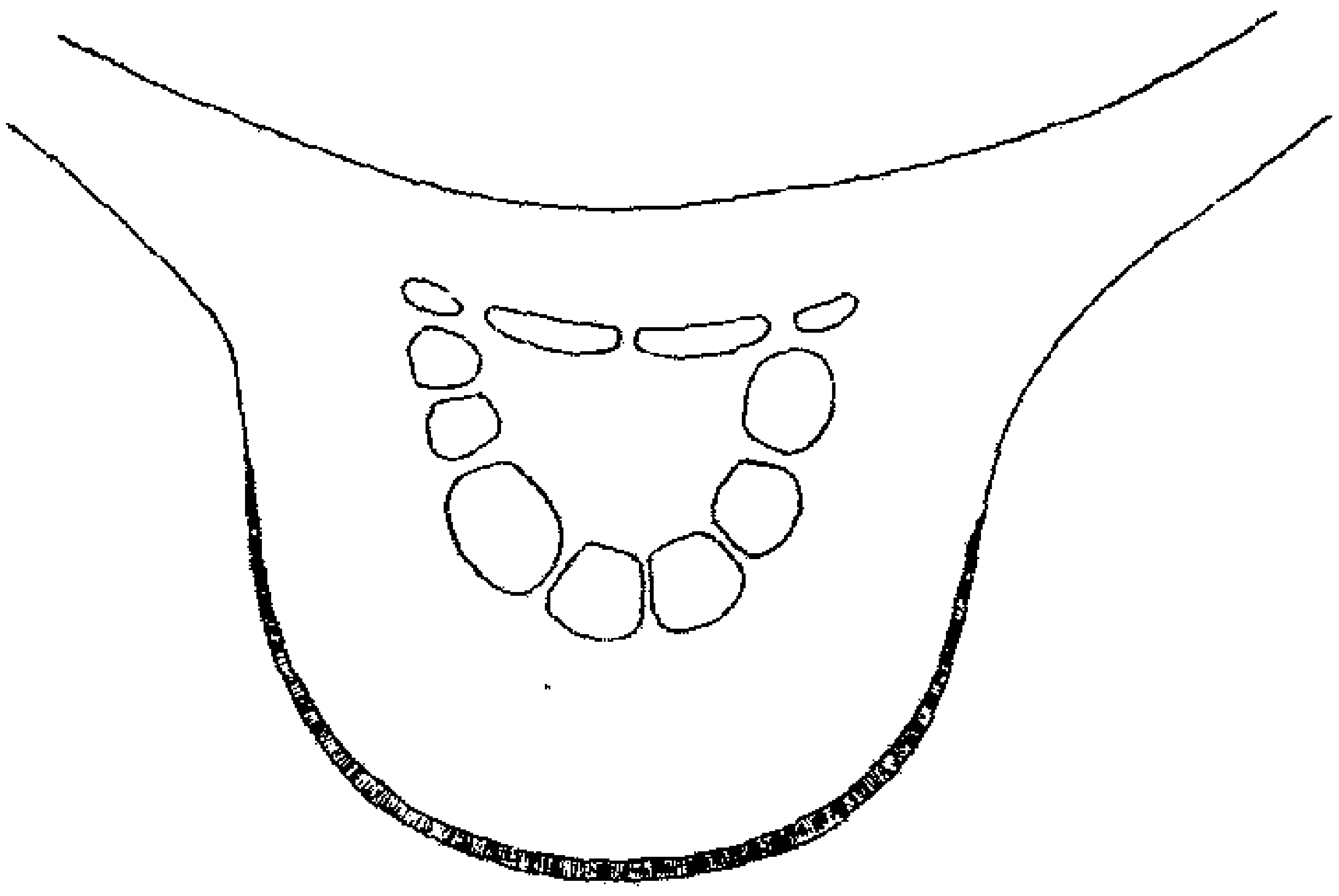


Fig. 2.

Fig. 1, 2. Ficus (Urostigma) sp. Drüse auf dem Blatt punktiert, im Querschnitt schraffiert, wie bei den folgenden.

Bei verschiedenen Arten der Sektion Urostigma von Ficus, z. B. bei F. religiosa, bengalensis, ist auf der Blattunterseite an der Basis des Mittelnervs ein rundlicher, auffallend matter Fleck zu sehen (Fig. 1). Durch Schaben mit dem Fingernagel lassen sich von diesem Fleck weißliche Schüppchen entfernen, oder es löst sich beim ersten Druck vom Rande her ein zusammenhängendes Plättchen los, und darunter kommt nun eine nicht scharf umgrenzte, glänzend glatte, hellgrüne Fläche zum Vorschein, die sich von dem angrenzenden Gewebe ebenso deutlich abhebt wie vorher das matte Feld. Der Fleck ist immer breiter als hoch, greift seitlich ziemlich weit auf die Seiten des Nervs hinunter und ist, in eine Ebene ausgebreitet gedacht, entweder queroval (z. B. bei F. bengalensis, Zeichnung bei Mirabella) oder halbkreisförmig mit nach oben gerichtetem Bogen (z. B. bei F. religiosa, auch bei der in Fig. 1 dargestellten unbestimmten Art). Ein Querschnitt durch den Mittelnerv an der drüsigen Stelle (Fig. 2, 3, 5) zeigt, daß die glänzende Fläche von Epidermiszellen gebildet wird, die viel schmäler und höher sind als die Zellen der übrigen Epidermis und die sich durch auffallenden Plasmareichtum als typisches Drüsenepithel kennzeichnen. Die Cuticula zieht über die Außenwände der ganzen Epidermis in unveränderter Stärke weg, aber die Cuticularschichten sind an den Außenmembranen der Drüsenzellen viel mächtiger entwickelt als sonst. Die Seitenwände sind jedenfalls in ihrem untersten Teil immer sehr zart, dagegen setzen sich die Cuticularschichten von oben her oft in bedeutender Stärke ein Stück weit auf sie fort, um sich dann rasch auszukeilen (Fig. 5). Daher rührt das eigentümliche Oberflächenbild des Drüsenepithels (Fig. 4a); die Zellumina erscheinen meist annähernd kreisrund und durch breite Membranpartien voneinander getrennt, während die Zellen der benachbarten Epidermis von der Fläche gesehen sich größer, polygonal und ziemlich dünnwandig zeigen (Fig. 4b). Der Übergang der breiten, niedrigen, nichtdrüsigen Epidermiszellen in die Palisadenform der Drüsenzellen erfolgt ganz allmählich (Fig. 5.)

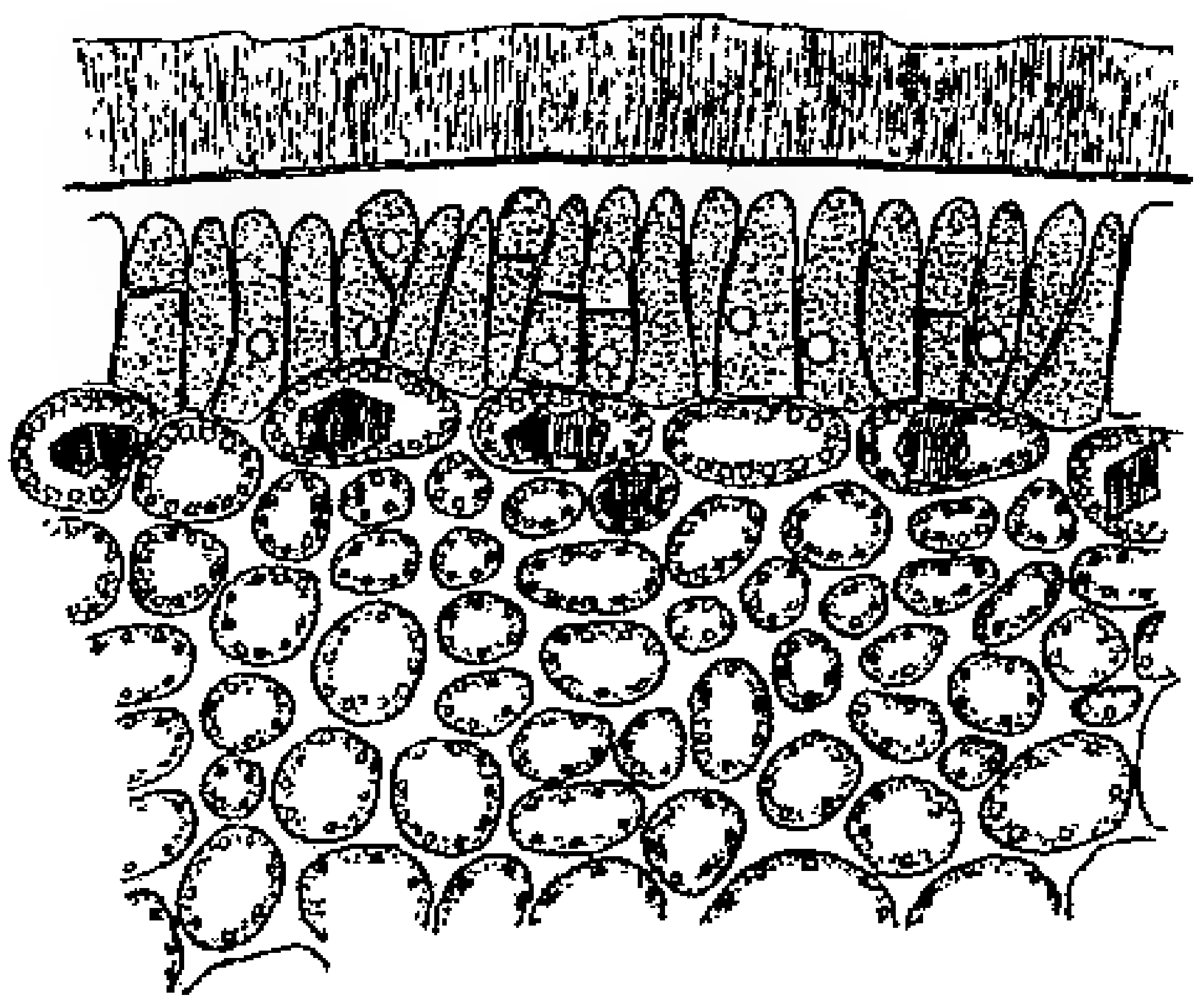


Fig. 3.

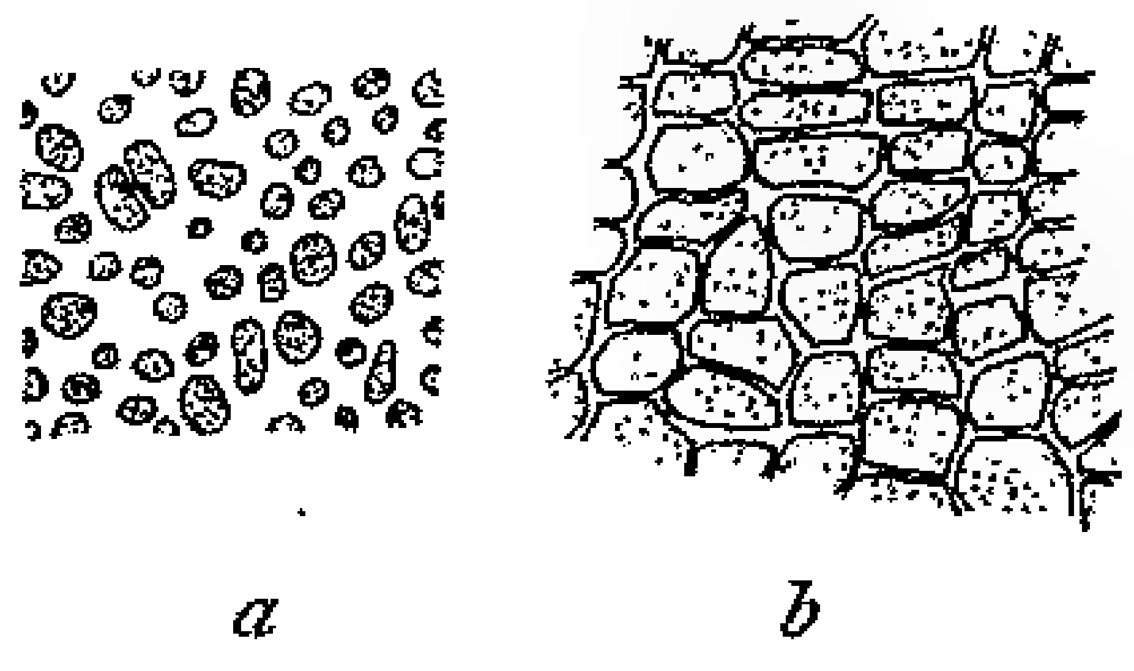


Fig. 4.

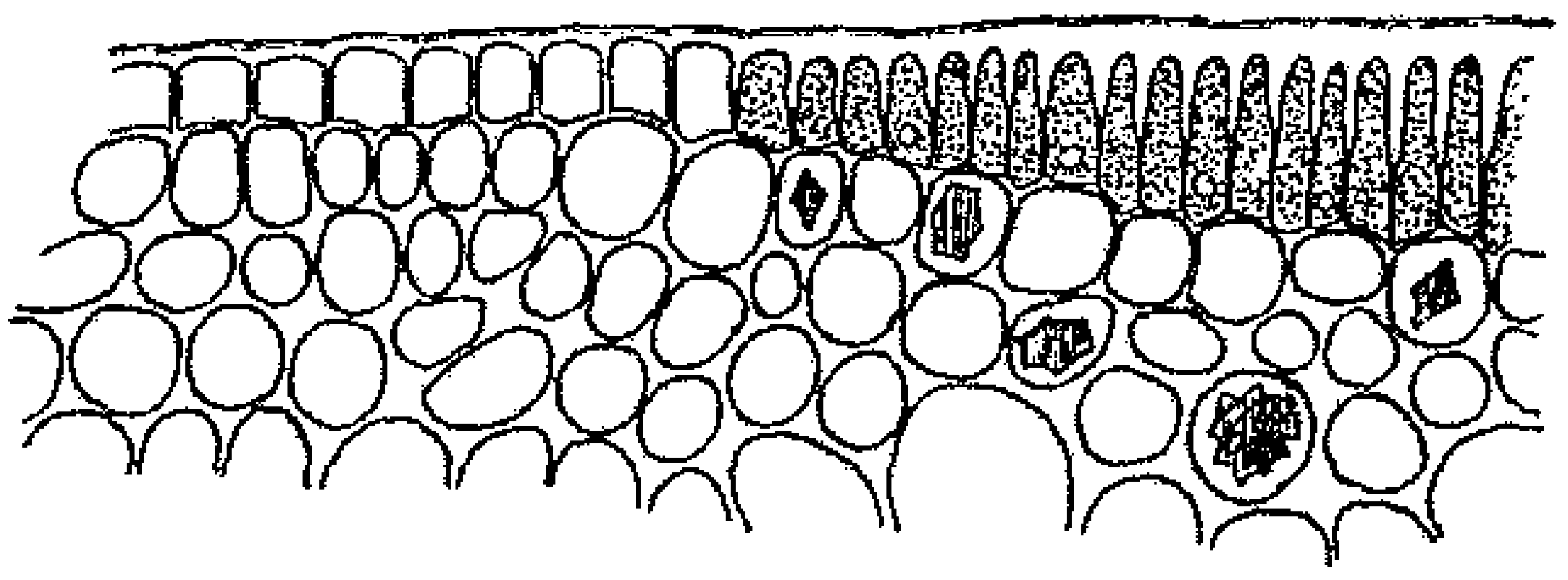


Fig. 5.

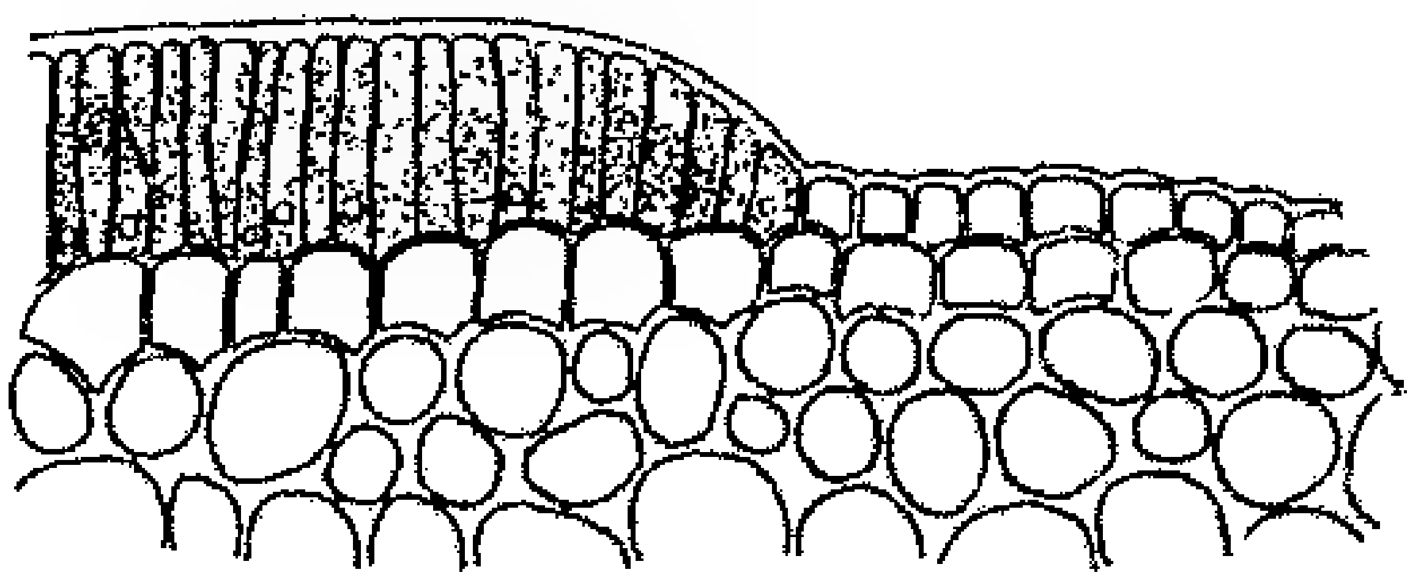


Fig. 6.

Fig. 3 Ficus (Urostigma) sp. Fig. 4 F. bengalensis. Fig. 5 F. religiosa. Fig. 6 F. glomerata. In Fig. 3 das Sekret eingezeichnet.

Bei F. religiosa ist überdies die ganze Epidermis der unteren Blattseite zur Ausscheidung eines dünnen reifartigen Wachsüberzuges befähigt, so daß hier in den Drüsen die Funktion der Wachsbildung nicht neu erscheint, sondern nur gesteigert auftritt. Der Kern der Drüsenzellen liegt meist nahe dem Grund, geformte Inhaltsbestandteile sind in dem dichten Plasma nicht zu beobachten; nur ausnahmsweise wurden kleine Oxalatkristalle gefunden. Nicht selten sind die Epithelzellen durch eine zarte, oft schief ansetzende Querwand geteilt.

Unter dem Drüsenepithel folgt chlorophyllführendes, nicht sehr dünnwandiges Parenchym, das bald in das ebenfalls noch mit Chlorophyll versehene Kollenchym übergeht. Wasserleitende Bahnen sind in der Nähe der Drüse nie zu beobachten, wenn man die alle Blattteile durchziehenden Milchröhren nicht als solche betrachten will; die großen Bündel des Nervs sind von der Epidermis durch eine mächtige Lage von Kollenchym und Parenchym getrennt (Fig. 2). Zucker und Fett waren im subepithelialen Gewebe ebensowenig nachzuweisen wie in den Drüsenzellen, und auch Stärke tritt nicht in nennenswerten Mengen auf, trotzdem das Parenchym, wie bemerkt, ziemlich viel Chlorophyll besitzt. Im Epithel fehlt Stärke jedenfalls vollständig. Die der Epidermis zunächst benachbarten Zellen enthalten oft einen großen Kalkoxalatkristall.

Das jeder Drüse aufliegende Schüppchen, dessen Dicke selten den Längsdurchmesser der Epithelzellen erreicht, besteht aus einer zuerst durchsichtigen Substanz, die sich als optisch anisotrop erweist, also kristallinisch ist, auch undeutliche stengelige Struktur erkennen läßt, und die beim Drücken splittert und dabei weißlich wird. Die Substanz ist in Wasser unlöslich, ja nicht einmal benetzbar, unlöslich auch in kaltem Alkohol und in Äther, löslich in kochendem Alkohol und in Chloroform. Beim Erwärmen in Wasser schmilzt sie ziemlich weit unter dessen Siedepunkt, wobei farblose, stark lichtbrechende Tropfen auftreten, die beim Erkalten zu einer trüben, kristallinischen Masse erstarren. Durch Kochen in Natronlauge wird sie verseift. Es liegt also jedenfalls ein fettartiger Körper vor. Ob es sich um ein Glyzerid oder um einen Fettsäureester eines anderen Alkohols handelt, war bei der sehr geringen Menge nicht zu entscheiden, ist aber bei der bis jetzt ganz ungenügenden Kenntnis über die chemische Konstitution der sog. Pflanzenwachse[1]) nicht von besonderem Belang. Als Wachs wird die Substanz auch dann bezeichnet werden müssen, wenn sie sich als Glyzerid identifizieren läßt, was nach Wiesner[1]) bei den meisten Wachsüberzügen der Fall sein soll. Czapek[2]) hebt ja ausdrücklich hervor, daß „wir den Begriff *Pflanzenwachs* mehr als biologische Bezeichnung als als chemische Gruppenbezeichnung auffassen müssen". Nach der von De Bary[3]) für die verschiedenen Formen der Wachsüberzüge geschaffenen Terminologie gehört das Sekret der Wachsdrüsen von Ficus zu den Wachskrusten, bei denen nach Wiesner (l. c.) optische Anisotropie allgemein verbreitet ist.

---

[1]) Vergl. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs, Bd. I, 1900. Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. I, 1905.

Der Typus der einzelnen medianen Drüse ist auf die Sektion Urostigma beschränkt. In den übrigen Sektionen sind die Drüsen immer in den Winkeln zwischen den Nerven zu finden und daher, wie zu erwarten, in der Regel zu beiden Seiten des Mittelnervs. Sehr auffällig ist das Drüsenpaar, das jedes Blatt von Ficus Cannoni N. E. Br. zwischen dem Mittelnerv und den ersten Seitennerven trägt (Fig. 7).

Fig. 7.

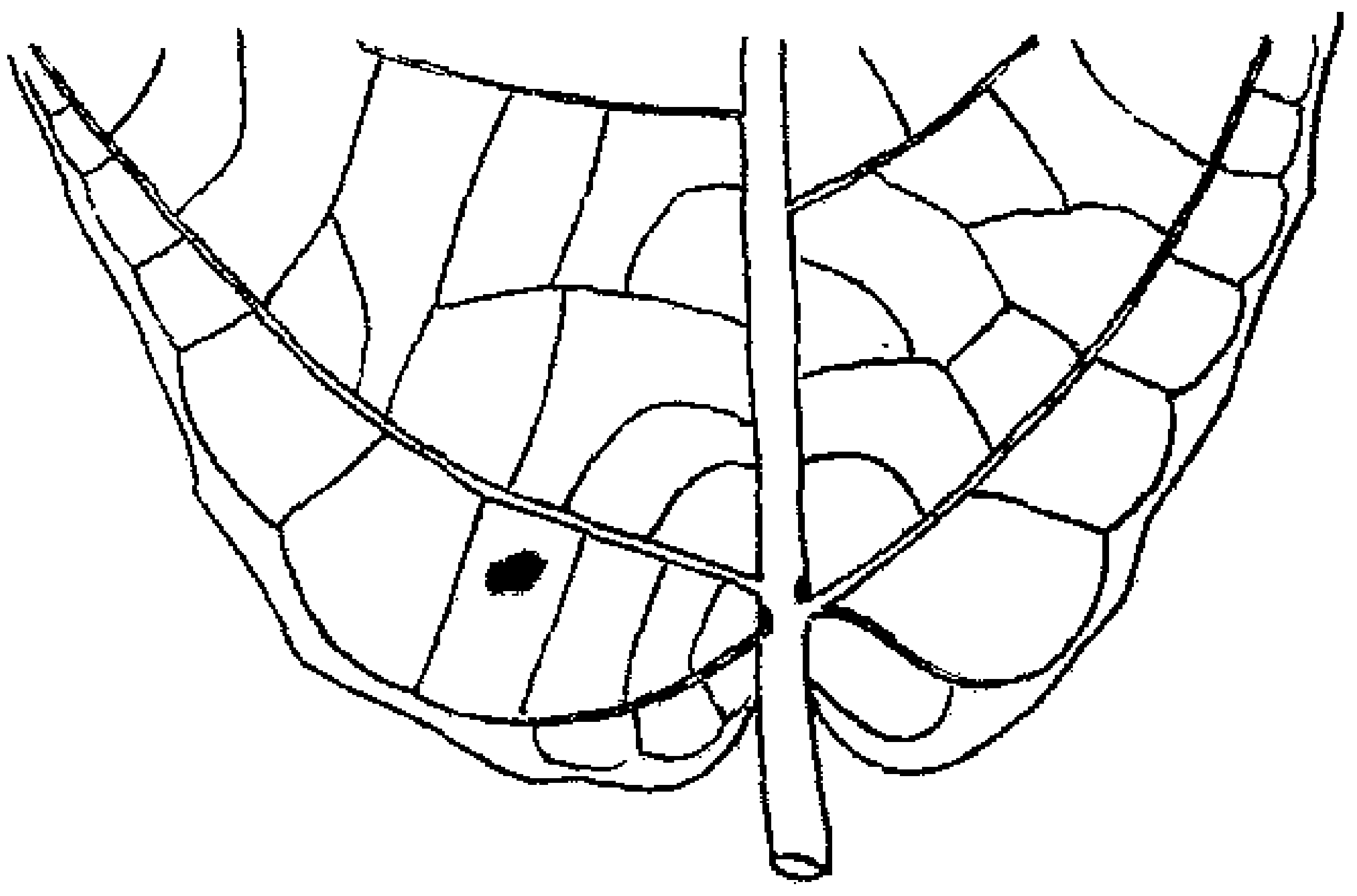
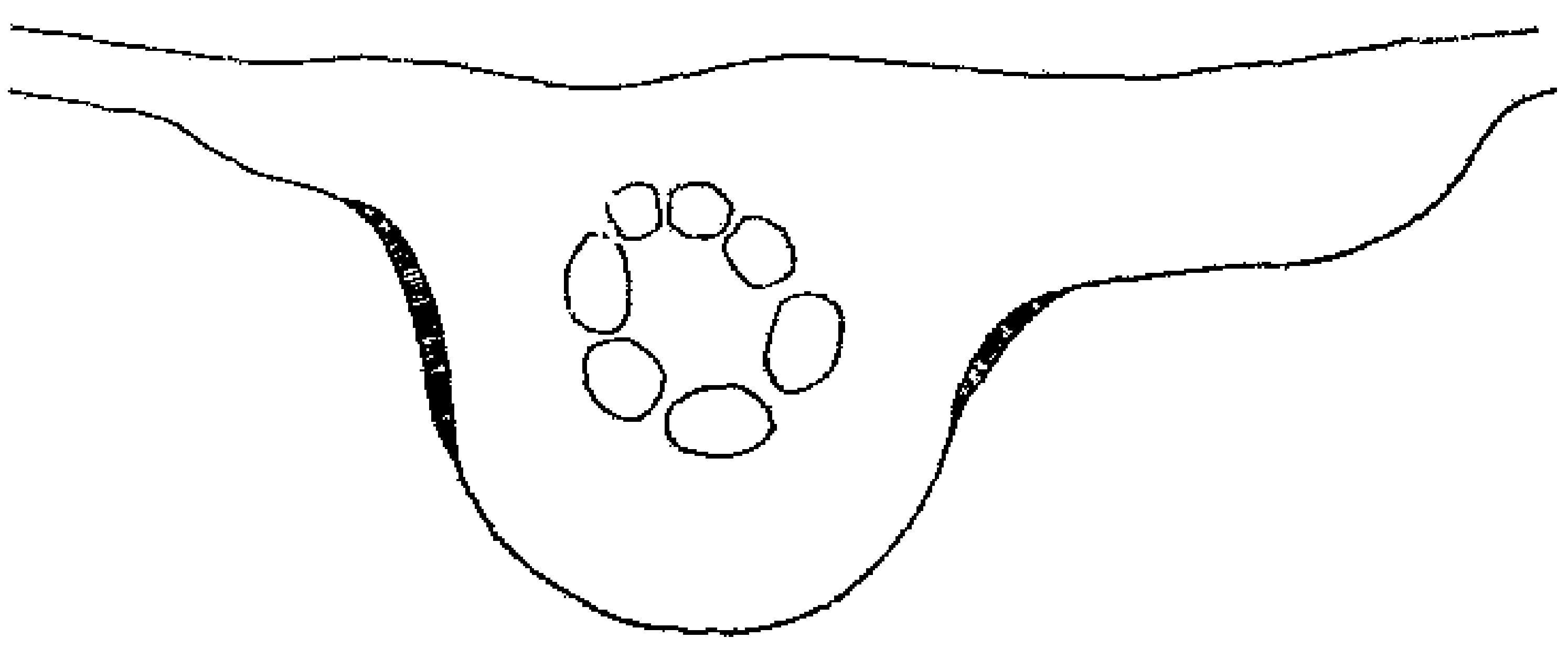


Fig. 8.



Ficus Cannoni.

Die Drüsen sind zwar klein, heben sich aber von der durch Anthokyan dunkelrot gefärbten Umgebung durch grüne Farbe scharf ab. Das Drüsenepithel ist nämlich von Anthokyan vollkommen frei, und weil auch das Wachs, solange es fest aufliegt, ziemlich durchsichtig ist, schimmert das chlorophyllreiche subepitheliale Gewebe hellgrün durch. Vollends glänzend grün erscheinen die Drüsen nach Entfernung des Wachses, das sich schon bei gelindem Druck als zusammenhängendes Schüppchen vollkommen glatt ablöst. Aus dem Querschnitt (Fig. 8) ist zu ersehen, daß die Drüsen weit auf den Mittelnerv hinaufgerückt sind, während sie in anderen noch zu besprechenden Fällen im eigentlichen

---

1) Wiesner, Über die kristallinische Beschaffenheit der geformten Wachsüberzüge pflanzlicher Oberhäute, Bot. Zeit. 1876, pag. 225.

2) Czapek, Biochemie, Bd. I, pag. 184.

3) De Bary, Über die Wachsüberzüge der Epidermis, Bot. Zeit. 1871. Auch vergl. Anatomie der Vegetationsorgane (1877), pag. 87.

Winkel zwischen den Nerven auf der dünnen Spreite sich ausbilden. Das Drüsenepithel hat denselben Bau wie bei F. religiosa, das anschließende chlorophyllreiche Parenchym ist kleinzellig und dünnwandig.

Die Blätter von F. Cannoni sind meist deutlich asymmetrisch. In dem in Fig. 7 dargestellten Fall geht die Verschiedenheit zwischen den Blatthälften so weit, daß die Seitennerven, die das erste Paar bilden, von deutlich verschiedener Stärke sind. Und im Zusammenhang damit ist die Drüse auf der (in der Zeichnung) linken Seite über dem ersten, auf der rechten über dem zweiten Seitennerv zur Ausbildung gekommen. Hier wie in den übrigen ähnlichen Fällen, die bald zu erwähnen sein werden, ist die breitere Seite der an plagiotropen Zweigen in zweizeiliger Anordnung stehenden, kurz gestielten Blätter dem tragenden Zweig immer abgewendet. Und nach Beobachtungen an Herbarmaterial scheint in der Gattung Ficus dieses Verhalten bei asymmetrischer Blattbildung Regel zu sein.

Bei F. urophylla (Sektion Palaeomorphe) geht die Asymmetrie noch einen Schritt weiter. Eine Wachsdrüse wird überhaupt nur noch auf der geförderten Seite gebildet (Fig. 9, 10). Die Drüse ist auf der eigentlichen Blattfläche im Winkel zwischen dem Mittelnerv und dem ersten Seitennerv angebracht und hat infolgedessen dreieckigen Umriß. Unter dem hohen Epithel liegen zwei Schichten sehr kleiner, dünnwandiger, chlorophyllreicher Parenchymzellen, an die unvermittelt dickwandiges, großzelliges, mit weniger Chlorophyll versehenes Kollenchym sich anschließt.

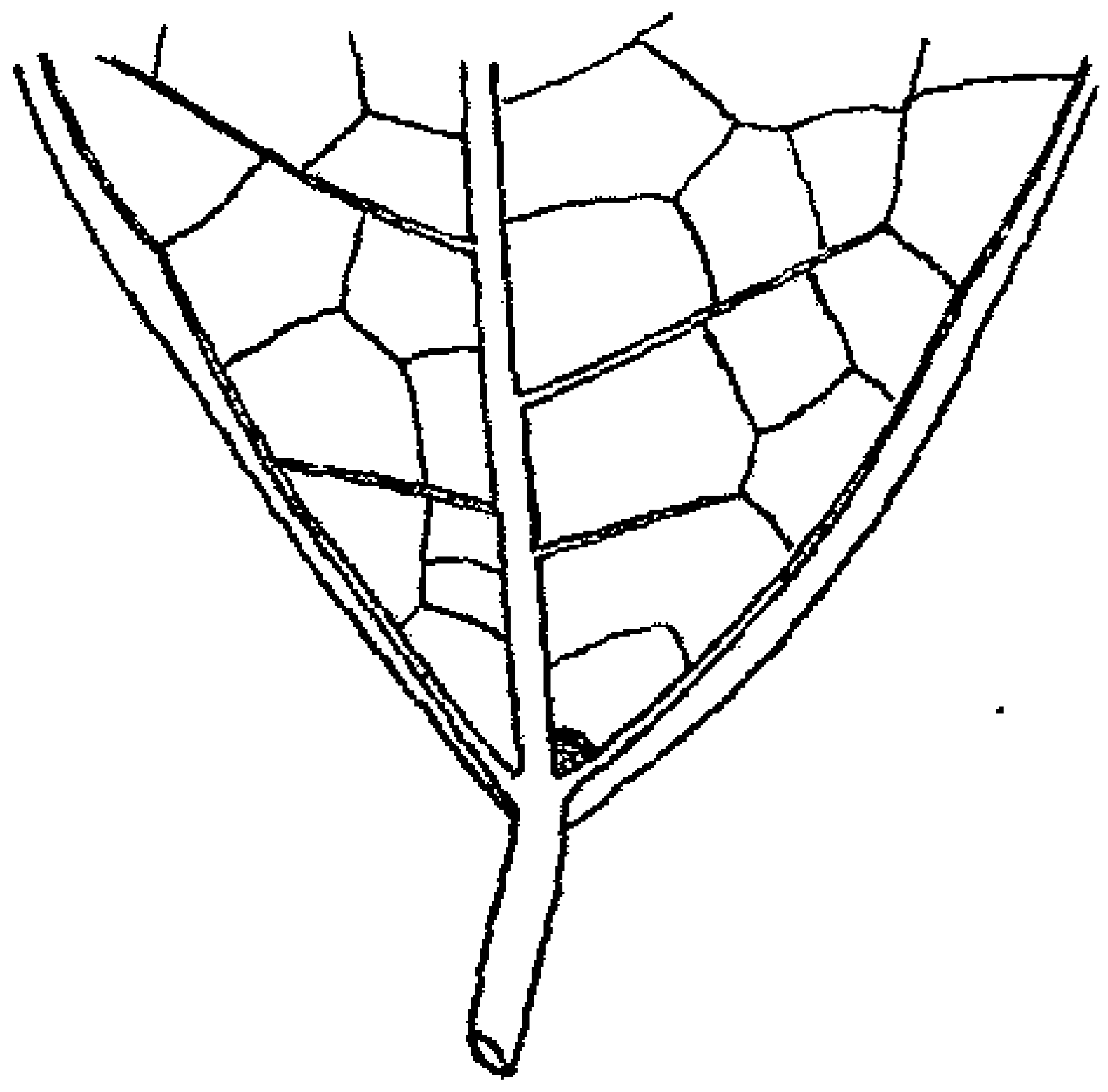


Fig. 9.

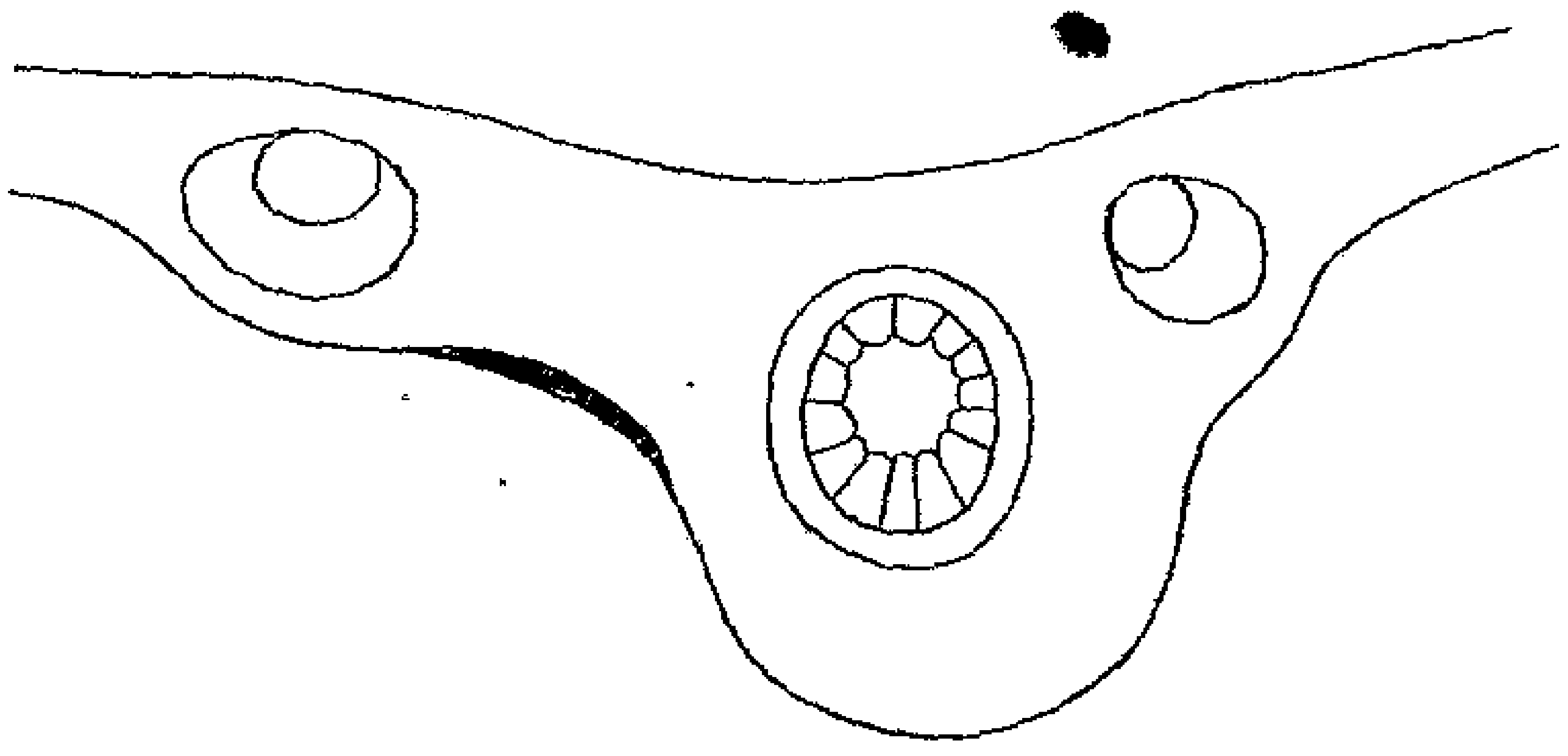


Fig. 10.

Fig. 9 u. 10. Ficus urophylla.

Ganz besonders stark ausgeprägt ist die Asymmetrie des Blattes von F. Cunia (Sektion Covellia). In Fig. 11 strahlen am Grunde des Mittelnervs nach links vier starke Seitennerven aus, nach rechts geht ein einziger ab. Die einzige Drüse liegt als großer kreisrunder Fleck auf der Grenzzone zwischen dem Blattstiel und den sechs divergierenden Nerven, doch nicht median wie bei Urostigma, sondern deutlich nach der geförderten Seite hin verschoben, zwischen den Mittelnerv und den stärksten Seitennerv der linken Seite gerückt. An alternden Blättern erscheinen die Drüsen tief dunkelbraun gefärbt. Der Farbstoff hat seinen Sitz in den *mächtig verdickten Außenwänden* und äußeren Partien der Seitenwände der Drüsenzellen.

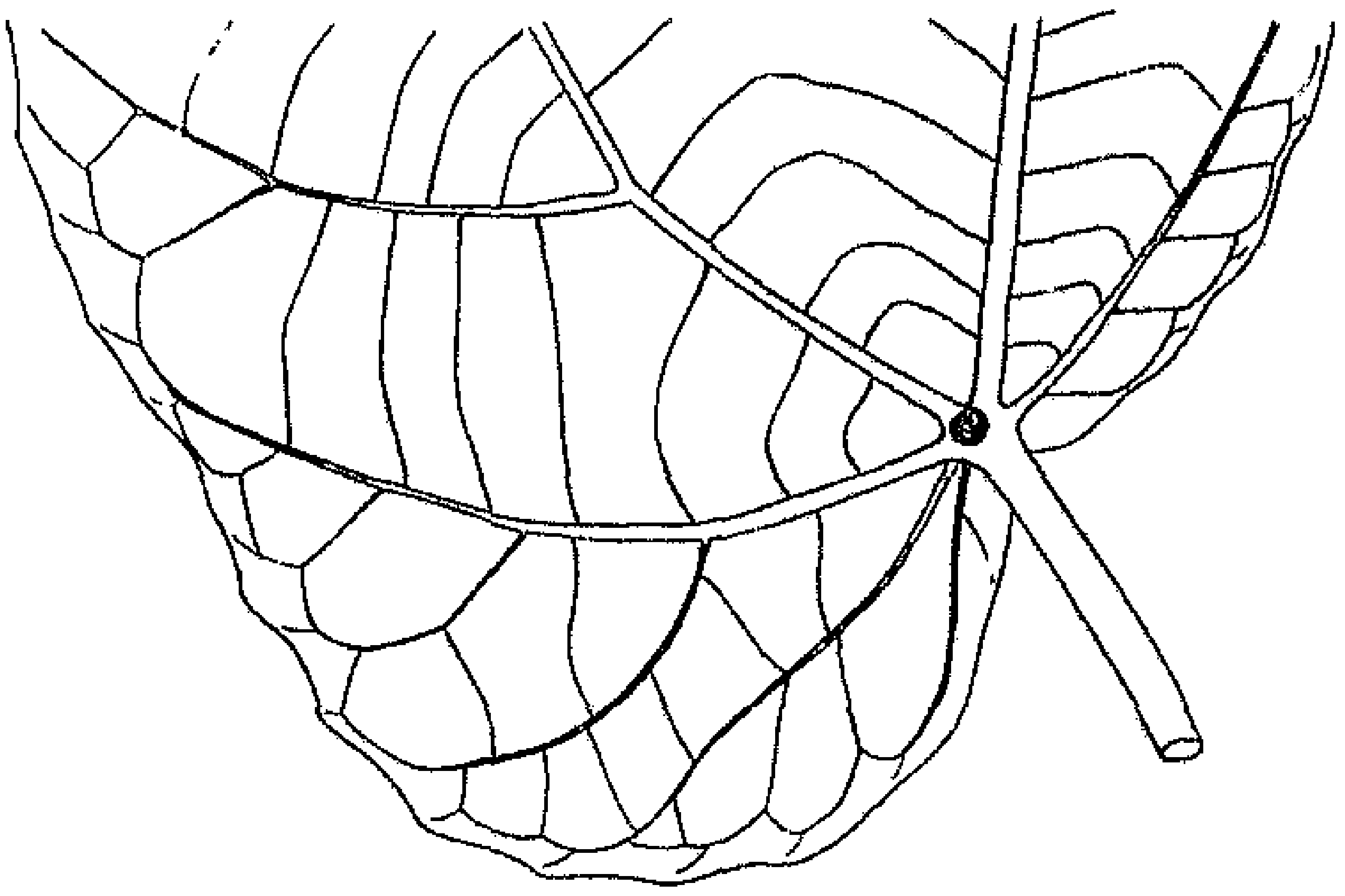


Fig. 11. Ficus Cunia.

Waren in den bis jetzt geschilderten Fällen die Drüsen ein konvex gewölbtes (Urostigma) oder schwach konkaves Feld (F. Cannoni, urophylla, Cunia), so haben sie bei F. glomerata (Sektion Neomorphe) die Form tiefer Rinnen (Fig. 13). Die Nerven springen unten stark vor, und die enge tiefe Bucht zwischen dem Mittelnerv und den spitzwinklig einfallenden ersten Seitennerven ist ihrer ganzen Länge nach, fast bis zum Scheitel des Mittelnervs (vergl. die ganz

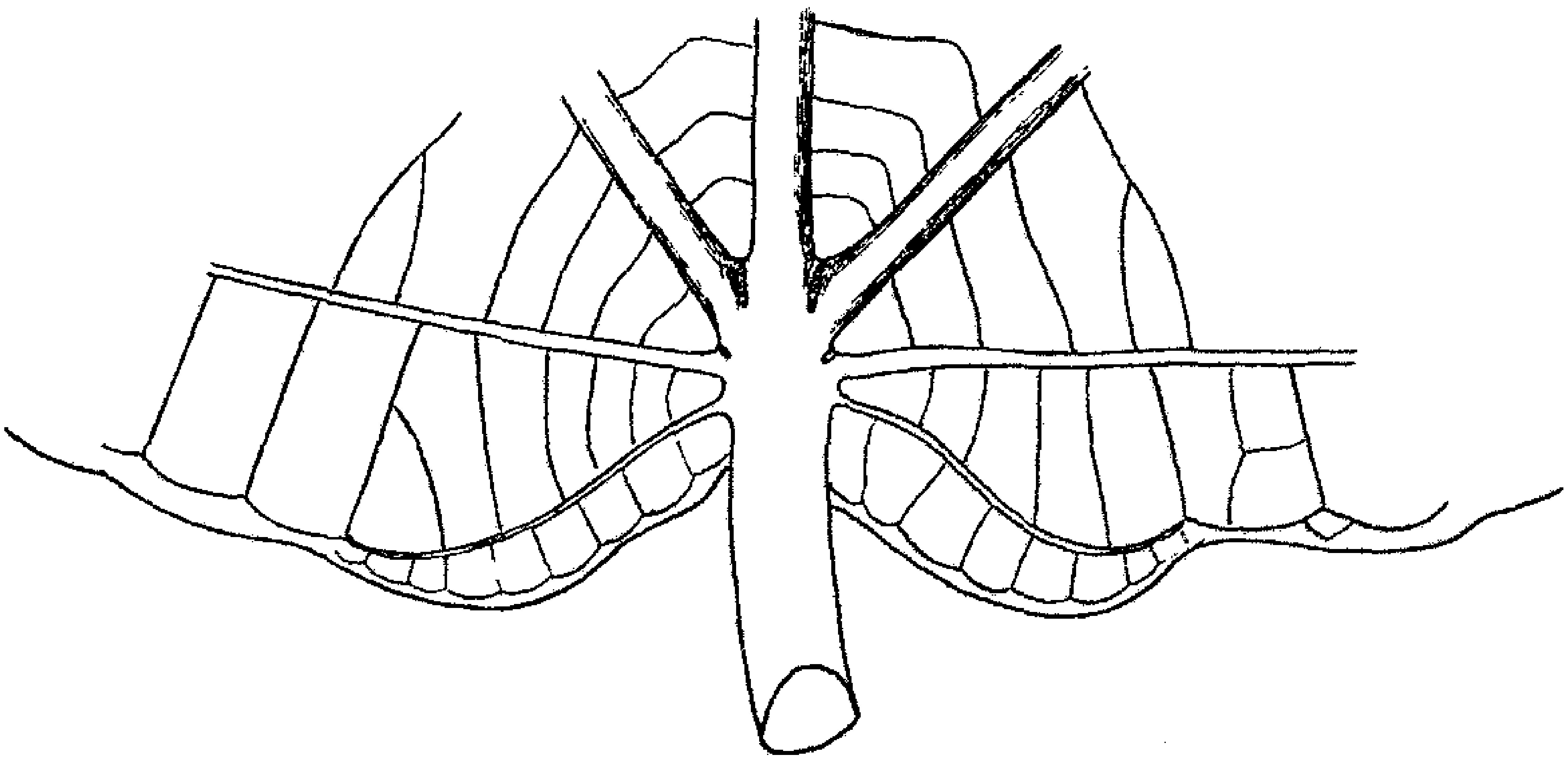


Fig. 12. Ficus Roxburghii.

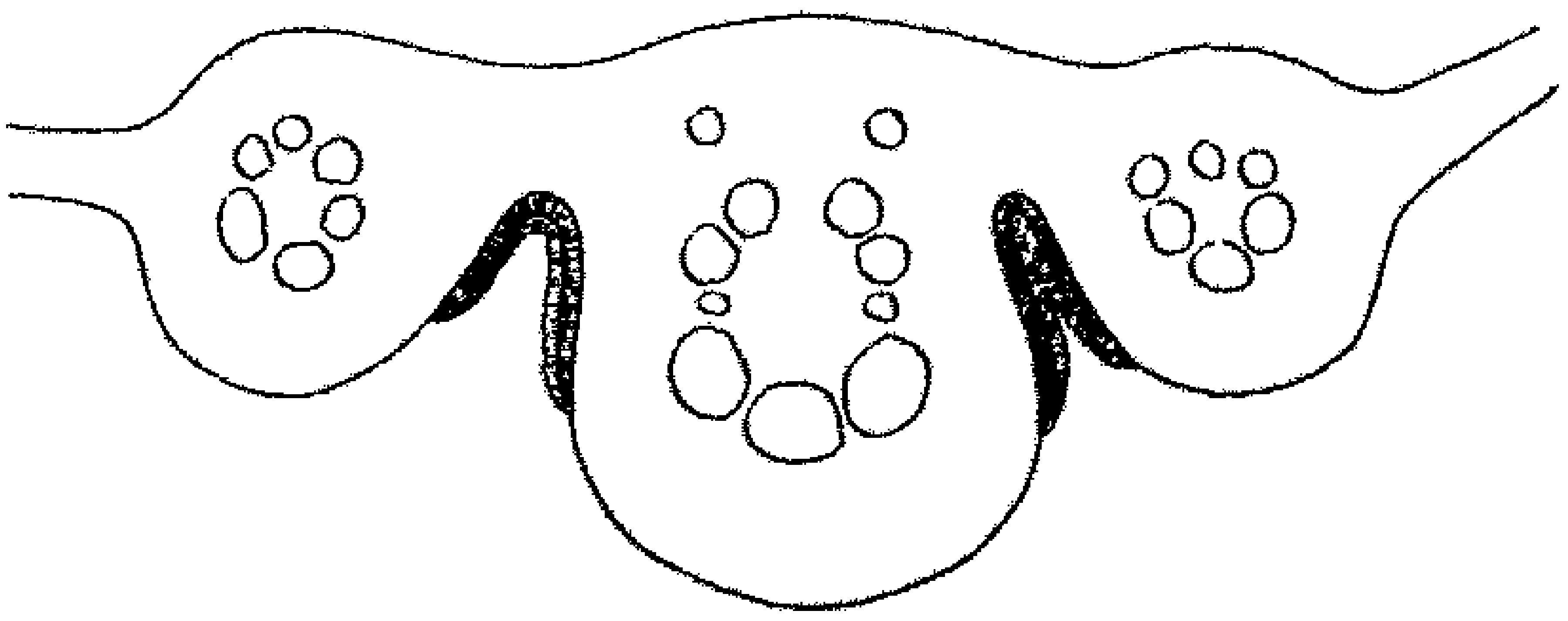


Fig. 13. F. glomerata.
Sekret eingezeichnet und punktiert.

entsprechenden Verhältnisse bei F. [Neomorphe] Roxburghii, Fig. 12) von Drüsenepithel überzogen, das nicht wie bei den zuerst beschriebenen Formen flach in die nichtdrüsige Epidermis übergeht, sondern scharf abgesetzt und weit vorgetrieben ist (Fig. 6). Die Außenwände der Drüsenzellen sind bei F. glomerata ziemlich dünn, bei F. Roxburghii viel dicker und im Alter, wie bei F. Cunia, dunkelbraun gefärbt.

Mit F. Roxburghii ist schon eine Art genannt, die mehr als zwei Drüsen auf dem Blatt besitzt. Fig. 12 gibt nur den untersten Teil der Spreite wieder, aber schon hier sind zwei Paar Drüsen zu sehen, und weitere finden sich in den Winkeln zwischen dem Mittelnerv und den nächsten starken Seitennerven. Bei F. hispida (Sektion Covellia) fehlen Drüsen an den ersten Paaren von Seitennerven, dafür werden die Ansatzstellen der meisten oberen Seitennerven und ebenso noch die Winkel der Sekundär- oder sogar Tertiärverzweigungen von kleinen strichförmigen Drüsen eingenommen (Fig. 14), so daß die Zahl der Drüsen auf einem Blatt 14 betragen kann. F. obscura (Sektion Sycidium) und F. pisifera (Sektion Palaeomorphe) verhalten sich ähnlich, doch sind die Drüsen nur am Mittelnerv, nicht in den Sekundärverzweigungen, und dazu nur auf der breiteren Seite der schiefen Blätter entwickelt, auch bedeutend größer und dreieckig, ähnlich wie die einzige Drüse von F. urophylla. Den drei genannten Arten ist gemeinsam, daß die untersten Seitennerven nicht die stärksten sind (vergl. Fig. 14), und damit mag

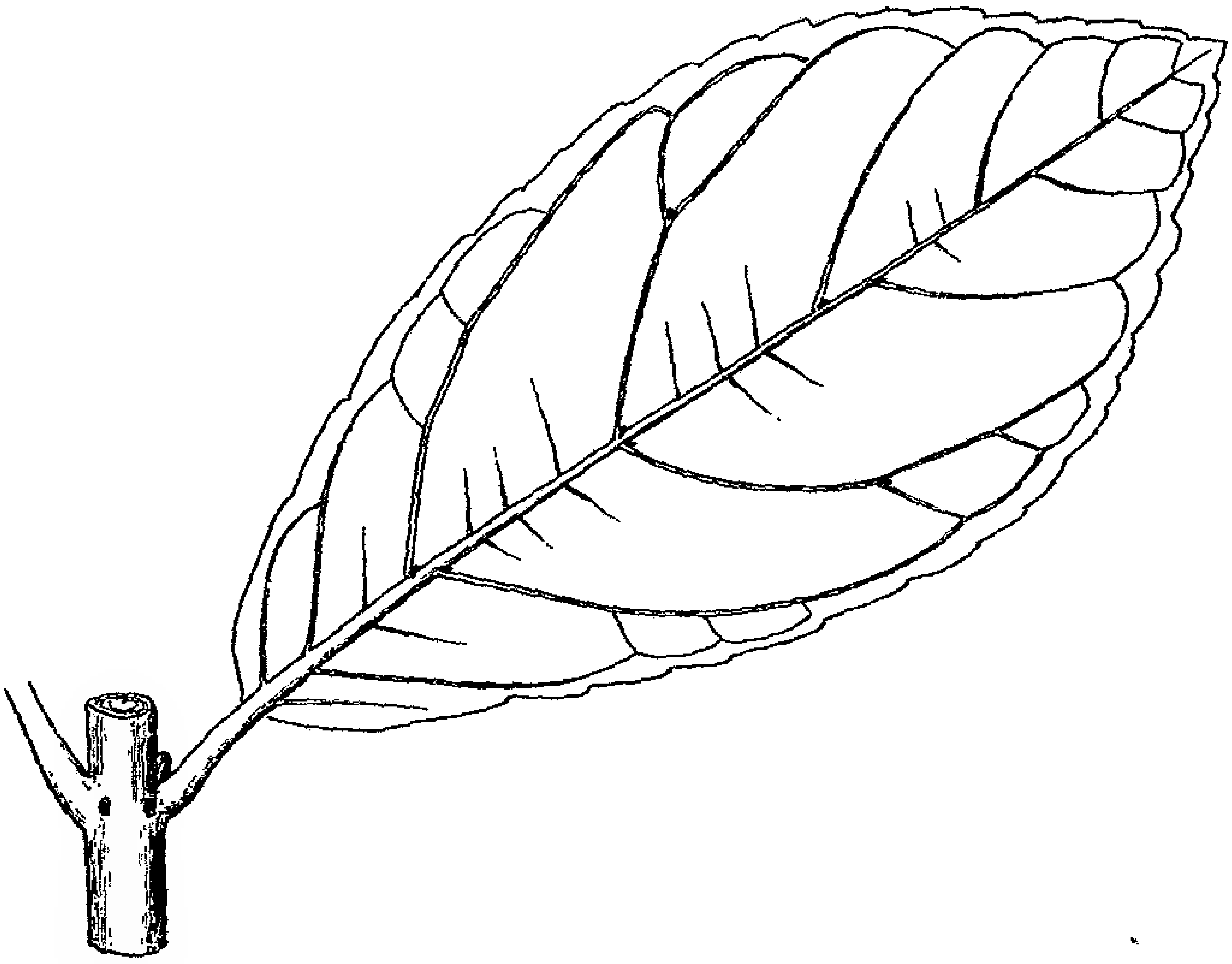


Fig. 14. Ficus hispida.

das Fehlen der Drüsen am Spreitengrund zusammenhängen. Besonders eigentümlich ist die Lagerung der Drüsen bei F. subulata (Sektion Palaeomorphe). Hier sind es nämlich in der Regel die Winkel am ersten und vierten Seitennerv der breiteren Seite des asymmetrischen Blattes, die von einer großen dreieckigen Drüse ausgekleidet sind.

Endlich ist der Vollständigkeit halber noch der am längsten bekannte Typus der Lokalisation zu nennen, die unpaare gabelständige Drüse von F. diversifolia (Sektion Eusyce). Die Pflanze trägt bald lanzettliche fiedernervige Blätter, bald keilförmige, deren Mittelnerv, nachdem er eine Anzahl schwacher Seitennerven abgegeben hat, sich gabelt. Die beiden Gabeläste können sich in den großen breiten Blättern der var. Kunstleri[1]) noch wiederholt dichotomisch teilen. Die fiedernervigen Blätter besitzen nun zwei oder (nach **King**) mehr Drüsen zu beiden Seiten des Medianus, die gabelnervigen sind regelmäßig durch eine große dreieckige Drüse in der Gabelung ausgezeichnet (Fig. 15 *a*). Nach **King** treten bei der Varietät Kunstleri auch in den sekundären Dichotomierungen Drüsen auf. In Fig. 15 *b* ist ein Blatt wiedergegeben, das außer der gabelständigen Drüse noch eine seitliche besitzt. Worauf die, wie es scheint, auffällige Färbung der Drüsen beruht — nach **Blume** und **King** sind sie, wie oben zitiert, dunkel, nach **Solms-Laubach** gelb —, müßte an lebendem Material geprüft werden, das dem Verf. nicht zur Verfügung stand. Der Querschnitt durch die Drüse (Fig. 16) zeigt, daß das Drüsen-

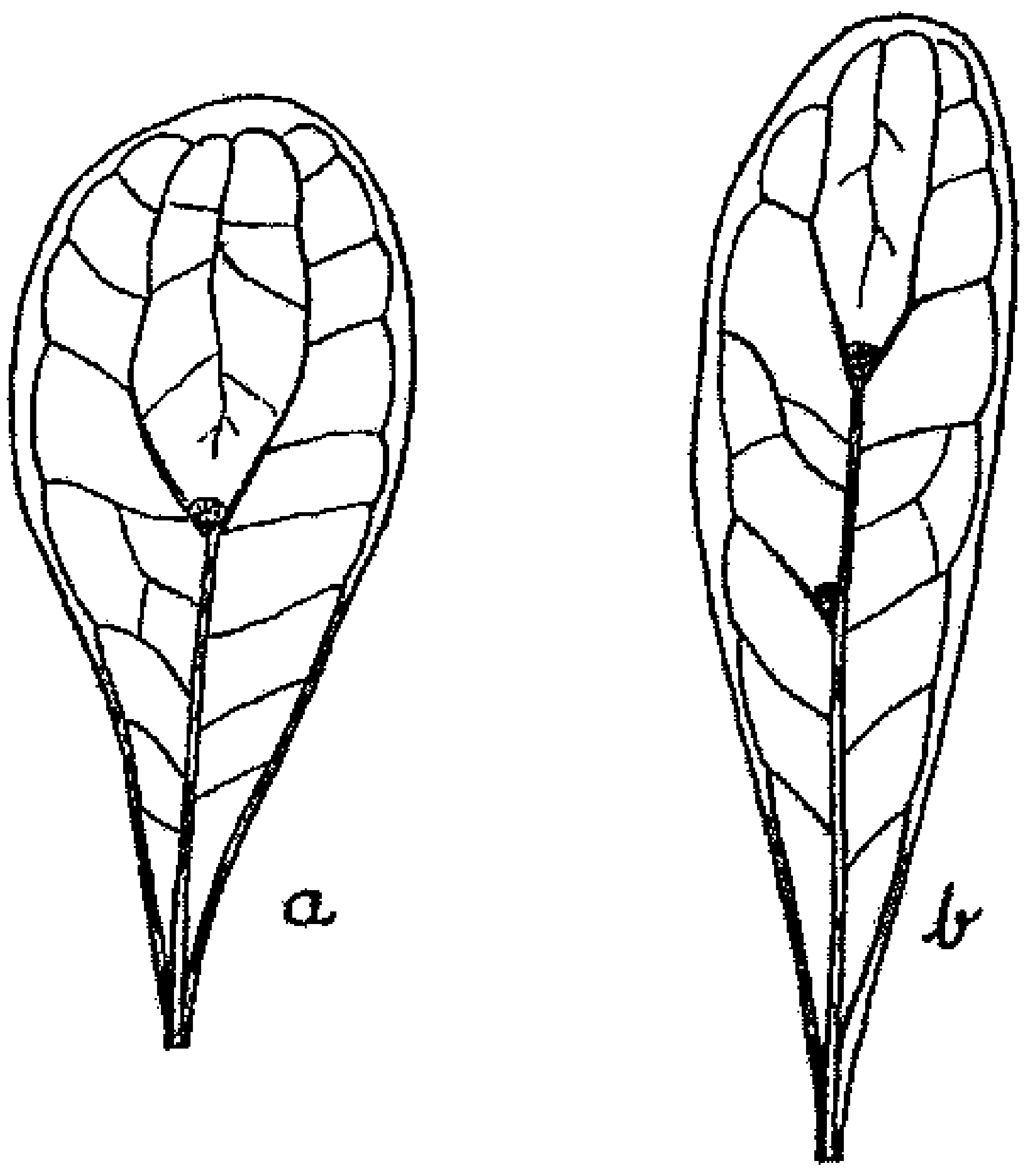


Fig. 15.

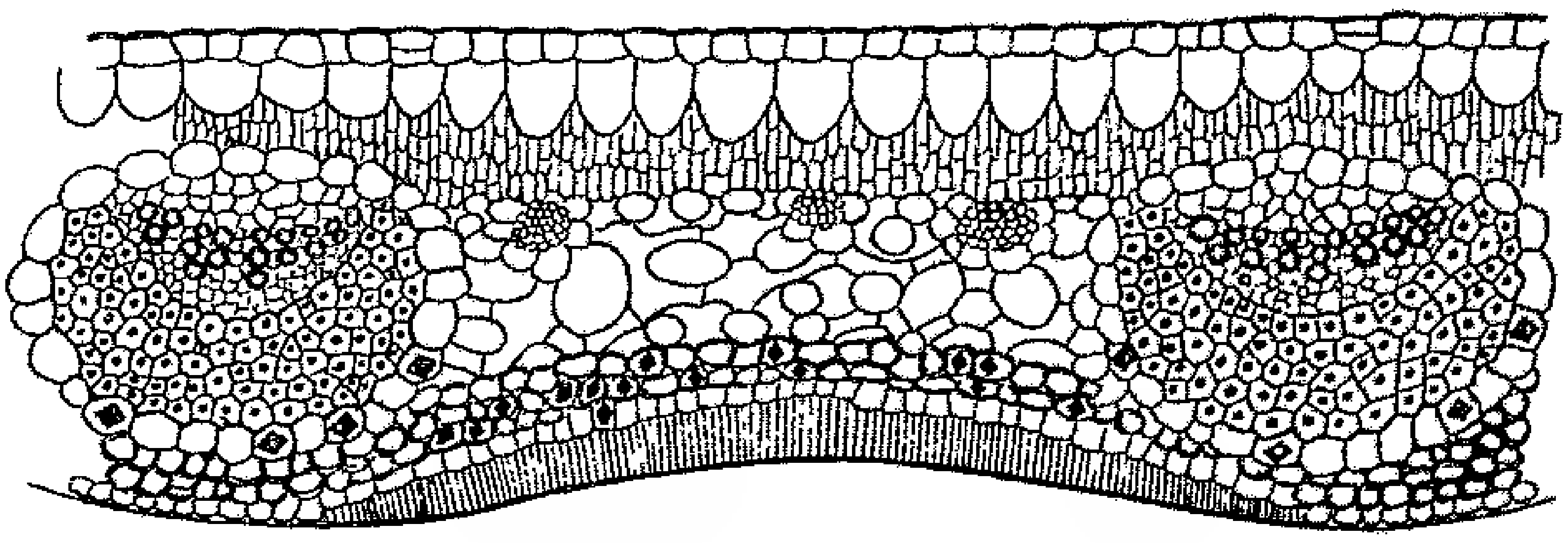


Fig. 16. Etwas schematisiert; der wagrechte Schnitt muß die beiden Nerven in Wirklichkeit schief treffen.

Fig. 15, 16 Ficus diversifolia.

---

1) **King**, l. c. tab. 175.

epithel vom lockeren Schwammgewebe durch eine 3—4 Zellen dicke Schicht dichten, nach innen fast kollenchymatischen Gewebes getrennt ist. Auffallend ist wieder das reichliche Auftreten von Kalkoxalat. Die wasserleitenden Bahnen sind hier wie in allen anderen Fällen von der Drüse weit entfernt. Dieser anatomische Charakter dürfte geeignet sein, die Wachsdrüsen an totem Material von Nektarien zu unterscheiden. Denn der Verdacht, daß unter den als Nektarien angesprochenen Organen auch anderswo Wachsdrüsen zu finden sein könnten, ist vielleicht nicht ganz grundlos.

Mirabella berichtet, wie schon erwähnt, daß bei F. hispida die Drüsen auch auf dem Zweig auftreten, paarweise neben den Blattstielen (Fig. 14). Außer bei der genannten Art hat der Verf. dasselbe Vorkommen nur noch bei F. leucantatoma (ebenfalls zur Sektion Covellia gehörig) beobachtet, und zwar sind die Drüsen hier meist nur auf einer Seite der Blattstiele ausgebildet. Bei dem Zustand der betreffenden Herbarzweige war über einen etwaigen Zusammenhang dieser Lagerung mit den übrigen Symmetrieverhältnissen nichts zu ermitteln. Das Drüsenepithel unterscheidet sich bei F. leucantatoma von der auf den Blättern verbreiteten Ausbildungsform nur dadurch, daß die langgestreckten Zellen größtenteils zwei bis vier zarte Querwände aufweisen, wie Mirabella auch von F. hispida angibt. Das Parenchym und Kollenchym der primären Rinde zeigt unter der Drüse keine Besonderheiten. Die Peridermbildung — in der unmittelbar unter der Epidermis liegenden Rindenschicht — beginnt unter den Drüsen augenscheinlich viel später als in der übrigen Rinde und erfolgt nicht simultan in der ganzen Ausdehnung der Drüse, sondern schreitet allmählich von den Rändern her nach innen fort, bis die ganze Drüse abgeschnürt ist.

Das Drüsensekret hat überall dieselben physikalischen und chemischen Eigenschaften wie bei Urostigma. An alternden Blättern von F. urophylla, Roxburghii, Cunia erscheinen weiße feinpulverige Überzüge am Rand der ebenfalls weißlich gewordenen Sekretmasse, wodurch die Drüsenflecke viel auffälliger werden als an jungen Blättern. Es tritt hier nämlich fast regelmäßig ein Schimmelpilz auf, dessen Mycel das Wachs durchwuchert, also wohl zersetzt und für seine Ernährung verwertbar macht, und in einiger Entfernung vom Drüsenrand zur Konidienbildung gelangt. Vielleicht hatte Mirabella derart verändertes Wachs vor sich, wenn sie daran beobachtete, daß es bei Berührung zu Pulver zerfiel.

Die Sekretion beginnt bei F. glomerata und Cannoni schon bevor das Blatt ganz ausgewachsen ist. Ob die Ausscheidung, wenn das Sekret nicht von Zeit zu Zeit entfernt wird, ständig fortdauert, solange das Blatt kräftig vegetiert, ist bei dem geringen Maß der Wachsproduktion im Gewächshaus schwer festzustellen. Nach Entfernung des Sekrets tritt an nicht zu alten Blättern regelmäßig Regeneration des Wachsüberzuges ein, sogar bei mehrmaliger Wiederholung, und ebenso wenn das Blatt abgeschnitten und in Wasser gestellt wird, wie wenn es im Zusammenhang mit der Pflanze bleibt. An kräftigen Urostigmablättern war die glänzende Glätte der Drüsen schon nach zwei Tagen von einem feinen Reif überzogen. Durch Eintauchen der Drüsen in Wasser wird die Regeneration des Wachses nicht verhindert. Der Erfolg war vorauszusehen nach der Beobachtung, daß die vom Sekret befreite Drüsenfläche unbenetzbar ist.

Die Spezies, bei denen der Verf. Wachsdrüsen an den Exemplaren des Münchener Herbars entdeckt hat, sind im folgenden zusammengestellt.

I. Eine einzige Drüse auf dem Mittelnerv an dessen Basis. Nur bei der Sektion Urostigma. Asiatische Arten: F. bengalensis L., glabella Bl., glaberrima Bl., infectoria Roxb., religiosa L., Rumphii Bl., saxophila Bl., Tsjakela Burm., truncata Miq. — Afrikanische: F. acrocarpa Steud., Dekdekana A. Rich., lanceobracteata Warb., lutea Vahl, mangiferoides Warb., platyphylla Kotschy, populifolia Vahl, salicifolia Vahl. — Amerikanische: F. amazonica Miq., crocata Mart., fagifolia Miq., Guadalajarana Wats., lentiginosa Vahl, ligustrina Kunth et B., longifolia Schott, populnea Willd., Pringlei Wats., subtriplinervia Mart., tomentella Miq.

II. Ein Paar seitlicher Drüsen am Grund. Urostigma-Asien: F. nervosa Heyne, pubinervis Bl. — Pharmacosyce: F. adhatodaefolia Schott. — Palaeomorphe: F. gibbosa Bl., lasiocarpa Miq., parietalis Bl. — Sycidium: F. quercifolia Roxb. — Eusyce: F. alba Reinw., diversifolia Bl. var. lutescens King, erecta Thunb., fulva Reinw., pyriformis Hook. et Arn., silhetensis Miq. — Sycomorus: F. barbicaulis Warb., stellulata Warb., Sycomorus L. — Covellia: F. myriocarpa Miq., Pseudopalma Blanco. — Neomorphe: F. glomerata Roxb. — Synoecia: F. aurantiaca Griff.

III. Eine einzige seitliche Drüse am Grund. Palaeomorphe: F. Decaisneana Miq., urophylla Wall. — Sycidium: F. clavata Wall., sikkimensis Miq. — Covellia: F. Cunia Buch. Ham.

IV. Mehrere seitliche Drüsenpaare. Eusyce: F. hirta Vahl, laevis Bl., ramentacea Roxb., recurva Bl., scandens Roxb., toxicaria L. — Sycomorus: F. corylifolia Warb., gnaphalocarpa Steud. — Covellia: F.

hispida L., lepicarpa Bl., leucantatoma Poir. — Neomorphe: F. Roxburghii Wall. — Synoecia: F. punctata Thunb.

V. Mehrere seitliche Drüsen einseitig. Palaeomorphe: F. pisifera Wall., subulata Bl. — Sycidium: F. obscura Bl.

VI. Eine Drüse in der Gabelung des Mittelnervs: F. diversifolia Bl. var. ovoidea King.

VII. Drüsen auf dem Zweig am Grund der Blattstiele. Covellia: F. hispida L., leucantatoma Poir.

Daß die eine oder andere unter II. aufgeführte Art in Wirklichkeit zu III. oder zu IV. gehört, ist nicht ausgeschlossen. Die Untersuchung an Herbarmaterial macht oft bedeutende Schwierigkeiten.

Bekanntere Arten, denen die Wachsdrüsen fehlen, sind z. B. F. carica, elastica, retusa, pumila, pertusa. Im übrigen ist die Zahl der Arten ohne Drüsen sicher nicht klein. Die makroskopische Musterung des Herbarmaterials ist aber wenig zuverlässig, und der Verf. hat darauf verzichtet alle so erhaltenen negativen Resultate durch anatomische Untersuchung zu verifizieren. Es genügt ja zu wissen, daß der Besitz von Wachsdrüsen kein für die ganze Gattung konstantes Merkmal ist.

Das gesamte Verbreitungsgebiet der in der Liste zusammengestellten durch Wachsdrüsen ausgezeichneten Arten ist sehr bedeutend, aber in der Hauptsache, wie das der Gattung Ficus überhaupt, auf den Tropengürtel beschränkt. Es erstreckt sich in Asien vom Himalaya über Ceylon, Hinterindien und den ganzen indischen Archipel bis zu den Philippinen, sogar bis Japan, und begreift im Süden noch Neu-Guinea, Nordaustralien und Queensland in sich. In Afrika sind bis jetzt nur isolierte Bezirke bekannt, Abessinien und Kamerun. In Amerika umfaßt das Areal Westindien, Mexiko, Guatemala und Brasilien.

Wenn zum Schluß die Frage nach der mutmaßlichen Funktion der Wachsdrüsen berührt werden soll, so kann es sich vorläufig nur um negative Bestimmungen handeln. Die Bildung diffuser Wachsüberzüge wird von den Ökologen in erster Linie zum Gaswechsel in Beziehung gebracht[1]). Wachsüberzüge sollen in den Fällen der einen Art bei starker Ausbildung die Transpiration herabsetzen, in den anderen Unbenetzbarkeit bedingen und so die Verstopfung der Spaltöffnungen, also Sistierung der stomatären Transpiration durch Regen, verhindern; andererseits werden nach Kerner und Delpino gewisse Stengelorgane durch Wachs für aufkriechende Tiere schlüpfrig und damit unwegsam.

---

[1]) Vergl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie (1904), pag. 99 und die dort zitierte Literatur.

Bei der lokal so eng begrenzten Sekretion der Wachsdrüsen von Ficus kann von einer derartigen Wirkung natürlich nicht die Rede sein.

Die einzigen bekannten Gebilde, mit denen die Wachsdrüsen zusammengestellt werden könnten, bleiben die extranuptialen Nektarien. Auf die Verwandtschaft zwischen den beiderlei Organen weist hauptsächlich die Entdeckung Wettsteins[1]) hin, daß bei gewissen Orchideen der florale Nektar durch Blütenwachs ersetzt ist, das von den die Bestäubung vermittelnden Insekten abgeholt wird. Ob ein Besuch der Wachsdrüsen von Ficus durch Insekten stattfindet, wird ein Amtsfreund des Verf. demnächst in den amerikanischen Tropen festzustellen suchen. Im Gewächshaus ist die Menge des ausgeschiedenen Wachses auch im günstigsten Fall so gering, daß die angedeutete Möglichkeit nicht gerade viel Wahrscheinliches hat. Auch läßt sich das Wachs von den großen Drüsen von Urostigma oft nur in kleinen Portionen, aus den tiefen Rinnen, wie sie bei Neomorphe vorkommen, nicht ohne Anwendung von Gewalt entfernen.

Daß die Wachsdrüsen im Bereich des rein Physiologischen eine Rolle spielen sollten, ist vorläufig nicht einzusehen. Hat doch auch niemand den Versuch gemacht, das so weit verbreitete Phänomen der diffusen Wachsausscheidung nach seinen etwaigen physiologischen Zusammenhängen zu erklären. Eine notwendige Wirkung der Überführung von Kohlehydraten in Fett bezw. Wachs ist ja zweifellos der Gewinn von Sauerstoff. Und die Ausscheidung des so gebildeten sauerstoffarmen Körpers, anstatt seiner Magazinierung im Zellinnern, würde diesen Gewinn zu einem absoluten, dauernden machen. Aber bei dem Überfluß, den gerade das Laubblatt an Sauerstoff hat, ist mit dieser Tatsache nicht die geringste weitere Einsicht gewonnen.

Ob die Sekretion organischer Substanz als solche physiologisch etwas zu bedeuten hat, ist jedenfalls noch völlig dunkel. Falls eine solche Bedeutung bestände, kämen die Wachsdrüsen mit den Nektarien in eine Kategorie zu stehen. Aber wahrscheinlicher ist doch, daß die primäre Funktion der extranuptialen Nektarien in der Ausscheidung von Wasser besteht, die durch Sekretion einer osmotisch wirksamen und sekundär auch ökologisch manchmal bedeutungsvollen Substanz gefördert wird. Für die physiologische Motivierung der Wachsausscheidung fehlt, wie gesagt, jeder Anhaltspunkt.

---

1) Porsch, Beiträge zur histologischen Blütenbiologie, Österreich. Bot. Zeitschrift 1905, pag. 253.

# Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von **K. Goebel**.

(Mit 1 Textfigur.)

## 17. Nephrolepis Duffii.

In seiner „Vergleichenden Morphologie der Pflanzen“[1]) — in welcher der Verfasser dieser Zeilen wiederholt zensiert wird — sagt Velenovský (pag. 205): „Eigentümlich und vom biologischen Standpunkt aus mir unerklärlich ist die Teilung der Seitenblättchen bei Nephrolepis Duffii (Fig. 134). Hier teilt sich das rundliche Blättchen bis zur Basis in zwei fast gleich große, ebenfalls rundliche Blättchen, von denen das obere dem unteren aufliegt. Nur an der Spitze des Blattes reicht diese Teilung nicht bis zur Basis. Es wundert mich, daß Goebel diese Eigentümlichkeit unbeachtet gelassen hat“.

Diese Bemerkung veranlaßt mich über die in den Gärten weit verbreitete und mir seit lange bekannte Pflanze folgendes auszuführen. Nephr. Duffii wurde von T. Moore in Gardeners Chronicle 1878 pag. 622 beschrieben und abgebildet, und zwar nach bei Veitch kultivierten Exemplaren, welche von Duff von der „Duke of Yorks Insel“ eingeführt sein sollen. Die Pflanze ist nur steril bekannt und zeichnet sich aus durch ihre gabelig verzweigten Blätter und die auch von Velenovský erwähnte Eigentümlichkeit der Fiedern, welche dem Blatte ein sehr sonderbares Aussehen verleiht. Velenovský hält nun offenbar Nephr. Duffii für eine „gute“ Art. Schon Moore hat aber vermutet, daß seine neue „Art“ eine abnorme Form von Nephr. cordifolia sein könnte. Diese Vermutung wird jedem, der die zahlreichen „abnormen“ Formen von Farnen kennt, und weiß, daß sterile Formen sich darunter nicht selten vorfinden (welche gelegentlich fertile Rückschlagsblätter hervorbringen), sehr einleuchtend erscheinen. Moore ist von dieser Anschauung wieder zurückgekommen, weil er an den Ausläufern von N. Duffii keine Knollen beobachtete, er weist aber ausdrücklich darauf hin, daß der Habitus

---

1) J. Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Prag 1905. Auf den allgemeinen Standpunkt dieses Buches einzugehen, halte ich nicht für erforderlich. Auch die Ansichten des Verf. über Verzweigung der Laubmoose u. a. bedürfen keiner Widerlegung.

seiner Pflanze ganz dem einer der abnormen Formen von Athyrium filix femina (Ath. f. f. Fritzelliae) gleiche. **Baker**[1]) sagt denn auch später: „N. Duftii Moore .... from North Australia is apparently a monstrous form of this species (N. cordifolia Presl.)". Gegen diese — zunächst freilich nur hypothetisch geäußerte — Anschauung kann der Mangel an Knollen nicht ins Feld geführt werden, da die Knollenbildung auch bei N. cordifolia keineswegs immer eintritt[2]). Es fragt sich nun, wie weit das sonstige Verhalten der Pflanze dafür spricht, daß sie eine abnorme Form von N. cordifolia darstellt, namentlich ob Rückschlagserscheinungen auftreten, welche diese Zusammengehörigkeit erkennen lassen.

Solche Rückschlagsbildungen erhielt ich in der Tat, als ich die Pflanze warm und feucht kultivieren ließ. Zwar traten nicht vollständige Rückschlagsblätter auf, wohl aber solche, welche an einer Anzahl von Fiedern die Erscheinung zeigten, auf welche es hier ankommt. Solche teilweise Rückschlagsbildungen finden sich auch bei andern Farnen. Ich habe früher[3]) ein Blatt von Polypodium vulgare abgebildet, das einer der Formen angehört, bei welchen statt der einfachen reicher gegliederte Fiedern auftreten (P. vulgare f. cambricum), drei der Fiedern sind aber auf die ursprüngliche Form zurückgeschlagen. Dabei ist zu bemerken, daß diese Form ganz steril ist (wie Nephrolepis Duffii), daß aber die Rückschlagsblätter Sori hervorbringen können. Außer den teilweise den Rückschlag zeigenden Blättern, wie das a. a. O. abgebildete eines ist, kommen bei P. vulgare cambricum auch vollständige Rückschlagsblätter vor. Solche sind mir bei N. Duffii, wie erwähnt, bis jetzt nicht bekannt geworden, indes halte ich ihr Vorkommen für durchaus nicht ausgeschlossen, zumal ich Blätter beobachtete, bei denen die Mehrzahl der Fiedern Rückschlagscharakter hatte. Für die hier zu erörternde Frage genügen aber auch die partiellen Rückschläge vollkommen.

Manche dieser Mutationen sind direkt unvorteilhaft, wie die sonderbaren krausen Mißgestaltungen bei manchen Scolopendrium — und Athyrium-Formen. Bei Nephrolepis Duffii könnte man allenfalls vermuten, die Reduktion der Fiedergröße und die teilweise Deckung der Fiederlappen sei ein Zeichen xerophiler Anpassung. Indes wächst die Pflanze am besten in einem warmen feuchten Gewächshaus und ihre Fiedergestaltung ist nur ein Ausdruck ihrer Neigung zu gabeliger Verzweigung. Nicht nur die Blattspitzen zeigen häufig Gabelteilungen (was allein schon Velenovský hätte zeigen können, daß hier nur eine „abnorme“ Gestaltung vorliegt), ich traf auch Blätter, die fast bis zum Ursprung des Blattes gabelig geteilt waren, selbst die Ausläufer scheinen an der gabeligen Verzweigung sich zu beteiligen.

---

[1]) **Baker**, A summary of the new ferns discovered or described since 1874. Annals of botany, Vol. V (1890—91), pag. 331.

[2]) Ich habe früher schon (Pflanzenbiolog. Schilderungen I, pag. 203, Anm.) erwähnt, daß ständig feucht gehaltene Pflanzen von Nephrol. tuberosa (= cordifolia) wenig oder keine Knollen bilden, wofür auch sonst sich Beispiele nachweisen ließen.

[3]) Organographie, pag. 538, Fig. 353. Die Figurenerklärung ist dort zu kurz gehalten und läßt nicht erkennen, daß es sich um ein Blatt mit Rückschlagsfiedern handelt, deshalb sei hier nachträglich darauf hingewiesen.

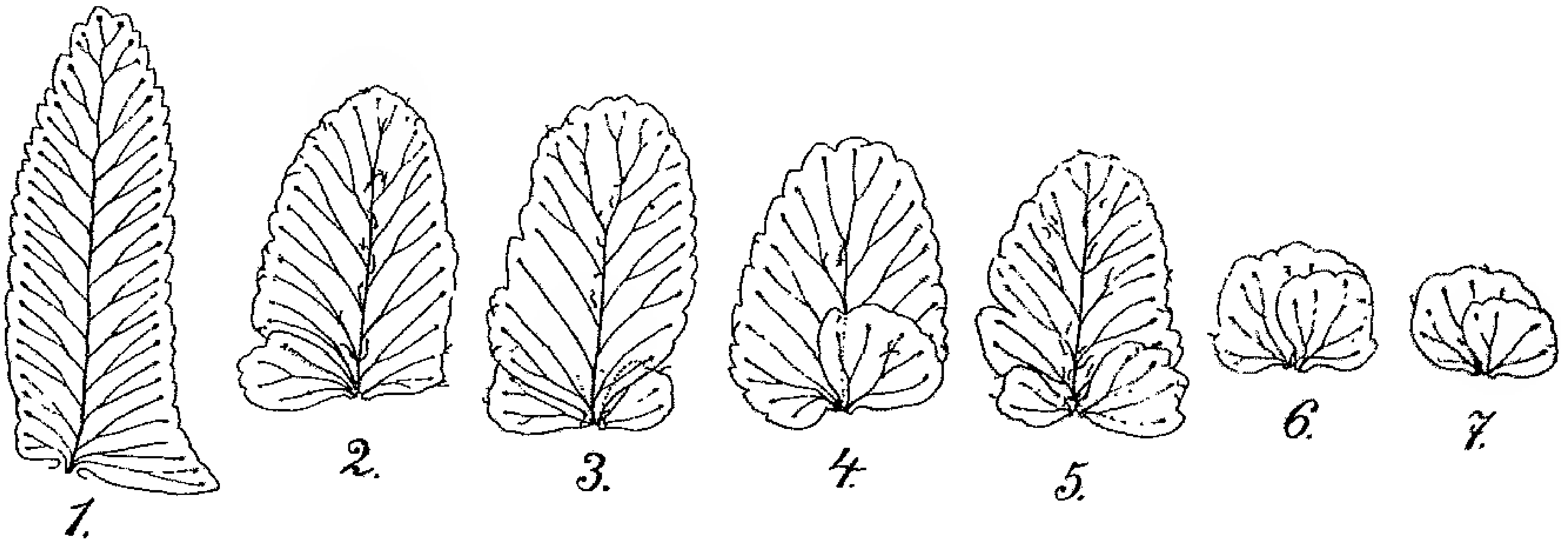
Erinnern wir uns zunächst der „normalen“ Blattgestaltung von Nephrolepis cordifolia. Die Blätter sind einfach gefiedert, die Gestalt der Fiedern ist in der Textfigur bei 1 dargestellt. Es ist ersichtlich, daß der aus der Blattspindel für die Fieder austretende Nerv sich schon sehr früh gabelt, was für die folgenden (Nephrol. Duffii entnommenen) Stadien zu beachten ist. Bei diesen sieht man, wie an der Basis der Fieder sich ein (manchmal auch zwei) Lappen sozusagen von dem andern ablöst, d. h. es findet frühzeitig eine Teilung der Blattfieder statt. Zunächst in zwei sehr ungleiche Hälften, von denen eine noch deutlich die Gestaltung einer normalen Nephrolepisfieder an sich trägt. Bei den in Fig. *4—7* abgebildeten Fiedern sehen wir, daß die beiden Teilstücke einander an Gestalt und Größe mehr und mehr gleich werden, indem auch das sonst zur Fieder auswachsende Stück klein bleibt. So gelangen wir zu dem gewöhnlichen Verhalten von Nephrolepis Duffii. Die Fiedern sind ersetzt durch zwei kleine Blättchen, von denen meist das der Oberseite des Blattes genäherte das untere deckt; wenn die Blättchen scheinbar voneinander getrennt sind, so beruht dies auf der oben erwähnten frühzeitigen Gabelung des primären Blattnerven.

Die vorstehende kurze Beschreibung, die sich leicht weiter ausspinnen ließe, genügt, um zu zeigen, daß die auffallende Blattgestaltung von Nephr. Duffii dadurch zustande gekommen ist, daß die Blattfieder, statt als scheinbar einheitliches Gebilde weiter zu wachsen, sich frühzeitig gabelt und (in dem von den Autoren bis jetzt allein berücksichtigten Fall) die beiden Gabeläste sind annähernd gleich ausbilden und der eine sich über den andern herschiebt, letzteres ist offenbar durch die Raumverhältnisse bei der Blattentwicklung bedingt¹); wir sahen ferner, daß diese Gestaltung bei den Rückschlagsfiedern stufenweise in die der „normalen“ Nephrolepisfieder übergehen kann.

---

1) Diese abnormen Nephrolepisfiedern stellen eine nicht uninteressante Parallelbildung zu der Blattbildung von Azolla dar, auch hier deckt die eine Blatthälfte wenigstens zum Teil die andere. Vergl. Organographie, Fig. 355.

Damit ist nun zugleich auch die Frage Velenovskýs beantwortet. Ich hatte vom „biologischen Standpunkt“ aus keine Veranlassung, die Gestaltung von N. Duffii zu besprechen, obwohl ich mich mit den Mutationen der Farne seit langer Zeit beschäftigt habe. Denn eine „Anpassung“ an äußere Verhältnisse liegt bei diesen Mutationen sicher nicht vor. Durch welche Einwirkungen sie zustande gekommen sind, wissen wir nicht, denn Velenovskýs Behauptung (a. a. O., pag. 206), daß die abnorme Gabelteilung mancher Farnblätter sofort zum Vorschein komme, „sobald wir dieselben aus der freien Natur in den Garten umpflanzen“, beruht auf Unkenntnis der einschlägigen Verhältnisse. *Vielmehr sind fast alle diese Mutationen in der freien Natur* aufgefunden und nachträglich in den Garten verpflanzt worden. Sie sind bei Sporenaussaat im allgemeinen konstant, können aber unter bestimmten Bedingungen Rückschlag zur Normalform aufweisen. De Bary1) z. B. fand bei der als „Fritzelliae“ bezeichneten Form von Athyrium filix femina unter etwa 300—400 Sämlingen nur 3—4, welche einzelne der Normalform gleichende Abschnitte an einzelnen Blättern aufwiesen, indes ist die Frage, wie weit hier äußere Bedingungen in Betracht kommen, noch zu untersuchen, es mag darüber auf spätere Mitteilungen verwiesen werden.



*1.* Blattfieder von Nephrolepis cordifolia, wie die folgenden Figuren zweifach vergr. *2.*—*7.* Nephrol. Duffii, *2.*—*6.* Rückschlagsfiedern, *7.* fast „normale“ Blattfieder.

Wenn nun also, wie im Obigen wohl nachgewiesen ist, Nephrolepis Duffii eine der vielen Mutationen ist, wie sie bei Farnen auftreten, wenn ferner klar ist, daß diese Mutationen zwar wohl in Abhängigkeit von äußeren Faktoren, aber sicher *nicht* als *„direkte Anpassungen“* entstanden sind (was durchaus auseinanderzuhalten ist, denn auch schädliche Gestaltungsverhältnisse entstehen ja infolge äußerer

---

1) De Bary, Über apogame Farne etc. Bot. Zeitung 1878, p. 451 ff.

Einwirkungen), so ist damit auch begründet, weshalb Nephr. Duffii in einem Buche, das eine „Organographie“ keine „Teratologie“ sein sollte, „unbeachtet“ geblieben ist, ganz abgesehen davon, daß in jedem ein großes Gebiet behandelnden Buche schon aus räumlichen Verhältnissen eine Menge von Dingen, welche an sich ganz interessant sein mögen, notwendig unbeachtet bleiben müssen.

Zusammenfassung: Nephrolepis Duffii ist, wie die Rückschlagserscheinungen zeigen, tatsächlich eine „Mutation“ von N. cordifolia (die ihrerseits vielleicht eine Sammelart sein mag). Sie kann ebensowenig wie andere Farnmutationen als durch „Anpassung“ an äußere Verhältnisse zustande gekommen betrachtet werden.

# Zur Kenntnis der Farngattung Nephrolepis.

Von **E. Heinricher.**

(Mit Tafel I und II und 1 Textfigur.)

Meine Untersuchungen gingen von der so verbreiteten Nephrolepis tuberosa Presl. aus, von der ich mir eine Anzahl der bekannten, knollenförmigen „Wasserspeicher" aus Java mitgenommen hatte. Sie galten zunächst der Frage, ob diese Knollen auch der vegetativen Vermehrung dienen können, und führten im Laufe der Zeit zum Nachweis, daß auch eine bisher nicht als knollenbildend bekannte Art Knollen besitzt, wie andererseits zur Wahrscheinlichkeit, daß unter dem Namen der N. tuberosa vermutlich mehrere schwer unterscheidbare Arten oder doch zum mindesten Rassen zusammengeworfen werden.

Die Knollen, welche ich aus Java mitnahm, stammten von epiphytischen[1] Pflanzen, die bei einem Ausfluge von Tjibodas nach Tjiburrum an sehr feuchter Lokalität gesammelt wurden. Sie saßen an kurzen Seitentrieben der Ausläufer, in dem die Tragstämme überkleidenden Mooswerk versteckt, und zeichneten sich alle durch große Regelmäßigkeit der Gestalt aus. Sie sind ellipsoidisch, in ihrer Form am ehesten großen Stachelbeeren vergleichbar. Die Ähnlichkeit mit einer solchen tritt besonders dann hervor, wenn die Knollen nach dem Auslegen (wie es bei den Regenerationsversuchen geschah) ihren Pelz von Spreuschuppen abgeworfen haben und ihre Transparenz im Zusammenhang mit dem bleichgrünlichen Farbenton den Eindruck verstärkt. Eine solche Knolle, allerdings nach mehr als zweijährigem Liegen und infolgedessen von etwas geminderter Frische, zeigt Fig. 2 *a*, während Fig. 1 eine Knolle in ihrem Spreupelz nach in Alkohol konserviertem Material wiedergibt.

---

[1] Die Pflanze lebt unter sehr wechselnden Bedingungen. Goebel (Pflanzenbiologische Schilderungen I, pag. 203) schreibt: „Es ist dies keine ausschließlich epiphytische Art, sondern eine derjenigen, welche man sehr häufig auch terrestrisch antrifft; sie wächst auf lehmigem Boden an Wegrändern häufig, z. B. an dem Wege zu dem vielbesuchten erloschenen Vulkan Tangkoban Prahoe im Preanger in Java". Er hebt ferner das Vermögen des Farnes, auch auf trockenen Standorten zu wachsen, hervor.

Eine so weitreichende Regelmäßigkeit der Knollengestalt fand ich bei anderen, später kultivierten Pflanzen, die unter dem Namen N. tuberosa in den Besitz unseres Gartens gekommen waren, nicht wieder, und ich bin geneigt, sie bei meinem Java-Material der epiphytischen Lebensweise der Mutterpflanze zuzuschreiben, d. h. dem Mangel irgendwelcher beschränkenden Hemmnisse bei der Entwicklung der Knollen, während bei Bodenpflanzen da und dort entgegentretende Hindernisse deformierend auf die Knollen einzuwirken vermögen. Ich habe leider Knollen von bodenständigen Pflanzen dieser Nephrolepisart in Java nicht untersucht.

Außer einigem Alkoholmaterial nahm ich auch vier frische Knollen aus Java mit — und zunächst will ich über die große Lebenszähigkeit dieser Gebilde berichten. Die Knollen wurden am 27. Dezember 1903 gesammelt; ohne für einen besonderen Schutz zu sorgen, wurden sie dann trocken aufbewahrt und nach Europa mitgenommen. In Innsbruck angelangt, fand ich dieselben nicht übermäßig geschrumpft; sie wurden am 23. April 1904 in Sphagnum ausgelegt und erlangten rasch wieder ein pralles, turgeszentes Aussehen. Die deckenden Spreuschuppen sind dann bald alle abgefallen und zugrundegegangen. Keine dieser Knollen trieb aus, aber zwei derselben sind noch heute, 2¼ Jahre nach der Aufsammlung, vollkommen frisch. Die anderen beiden sind abgestorben, und zwar begann die eine im Oktober, die andere im November 1905 zu schrumpfen und einzutrocknen[1].

Daß die Knollen der Nephrolepispflanzen, die in botanischen Gärten unter dem Namen N. tuberosa Presl. oder N. cordifolia (L) Presl. var. tuberosa kultiviert werden, gerne austreiben und daher zur Erzielung neuer Pflanzen verwendet werden, geht aus der Tatsache hervor, daß in den Samenkatalogen häufig ihre „bulbi“ angeboten werden. Einem Teil der Praktiker ist also die Tatsache jedenfalls bekannt, allgemein aber nicht, was ich aus einer brieflichen Mitteilung des ausgezeichneten Pteridophytenkenners Dr. Christ entnehme, der mir unterm 23. April 1905 mitteilte, daß seiner Wahrnehmung nach „die Knollen von N. tuberosa (cordifolia) nicht die Fähigkeit besitzen, Triebe zu bilden“. Hingegen findet sich in der 1905 erschienenen „Vergleichenden Morphologie der Pflanzen, I“ Velenovskýs, pag. 233, die Angabe: „Insbesondere die Knollen von N. tuberosa enthalten reichlich Reservestoffe und dienen wie die Knollen der Phanerogamen zur vegetativen Vermehrung. Wenn sie in geeignetes Substrat geraten, so sprossen sie aus der Scheitelknospe in einen neuen beblätterten Stamm“.

---

[1] Inzwischen ist auch die dritte Knolle abgestorben, die letzte Knolle ist noch jetzt, 2¾ Jahre seit ihrer Aufsammlung, lebend (2. Okt. 1906).

In den Besitz von Knollen, an denen ich selbst das Austreiben zuerst erprobte, kam ich zunächst durch einen Zufall. Der um die floristische Erforschung Südtirols verdiente Rechtsanwalt Dr. W. Pfaff in Bozen sandte mir 1904 einige Knollen ein, die ein dortiger Gartenbesitzer in seiner Orangerie „an den Wurzeln“ eines Farnes gefunden hatte, der von C. Platz & Sohn in Erfurt unter dem Namen Scolopendrium officinarum var. undulatum bezogen worden sein soll. Da mir über mein Ansuchen nachträglich auch ein Wedel des Farnes überschickt wurde, erkannte ich leicht, daß es sich um eine Nephrolepisart handle. Die wesentliche Abweichung, welche die Gestalt dieser Knollen gegenüber jenen der javanischen Pflanzen darbot, ließ mich aber vermuten, daß es sich um eine andere Nephrolepisart handle. Ich wandte mich diesbezüglich an den so dienstbereiten Pteridophytenspezialisten, Oberlandesgerichtsrat Dr. Christ in Basel, der nach dem vorgelegten Wedel die Pflanze als N. hirsutula Prsl. apud Raciborski bestimmte[1]. Für diese Art war nun Knollenbildung an ihren Ausläufern noch nicht bekannt.

Die Gestalt dieser Knollen, und alle drei erhaltenen stimmten vollkommen überein, war eine ausgeprägt birnförmige. Vgl. Fig. 1, Tafel II. Von den drei Knollen benutzte ich die eine zur Untersuchung der Inhaltsverhältnisse, eine konservierte ich sofort in Alkohol, die dritte wurde in Sphagnum am 2. März 1904 ausgelegt. Schon am 6. April hatte sie einen Wedel ausgetrieben (Fig. 1, Taf. II; der Wedel erscheint hier undeutlich, weil auf die Knolle eingestellt wurde), war also sehr schnell zur Bildung einer neuen Pflanze übergegangen. Weitere Knollen von dieser Pflanze, die ich späterhin gewünscht hatte, erhielt ich nicht; der Besitzer der erwähnten Orangerie hatte, in denselben eine krankhafte Bildung vermutend, alle vernichtet[2].

---

[1] Herrn Dr. Christ drücke ich für seine liebenswürdige Bereitwilligkeit, mir beratend zur Seite zu stehen, auch hier meinen herzlichen Dank aus.

[2] Doch wurde mir im Frühjahr 1906 eine kräftigere Pflanze von N. hirsutula freundlichst aus Bozen zugesandt. Zur Zeit des Empfanges war sie knollenlos. Sie entwickelte sich gut und ich unternahm eine neuerliche Revision der Pflanze am 30. September 1906. Diese ergab erstens, daß reichlich fruktifizierende Wedel gebildet wurden (ein Punkt, dem ich absichtlich mein Augenmerk schenkte), zweitens, daß an den Stolonen zwei Knollen vorhanden waren. Beide Knollen erschienen in der frischen Hülle der seidenglänzenden Spreuschuppen noch rein weiß. Die eine

Am 21. März 1905 wurden dem Garten zwei Knollen mit der Bezeichnung N. cordifolia Bak. var. tuberosa Bak. aus dem botanischen Garten zu Messina zugeschickt; in Sphagnum gelegt, trieben sie rasch aus, und ergrünten, dem Lichte ausgesetzt, sehr merklich, was umso leichter festzustellen war, als sie bereits aller Deckung durch Spreuschuppen ermangelten. Ich will bemerken, daß auch die aus Java mitgebrachten Knollen mit ihrem apikalen Ende dem Lichte ausgesetzt wurden, aber kein bemerkbares Ergrünen an ihnen stattfand.

Die eine der Messinaknollen hatte schon in den ersten Maitagen einen erkennbaren Austrieb, bei der zweiten war solches am 8. Mai der Fall. Die Knollen wurden dann einzeln in mit Erde gefüllte Schüsseln übertragen, beide hatten am 4. Juni bereits einen ersten Wedel gebildet.

Eine der aus diesen Knollen erwachsenen Pflanzen wurde am 9. November 1905 ausgetopft und genauer untersucht. Der Befund ergab: Die zunächst und unmittelbar aus der Knolle erwachsene Pflanze hat sieben Wedel, deren größte 40 cm Länge erreichen, ferner sieben Ausläufer getrieben. Diese bleiben ziemlich kurz, keiner ist über den Rand der ca. 30 cm Durchmesser besitzenden Kulturschüssel hinausgewachsen. An einem der Ausläufer sind schon zwei Tochterpflanzen in Entwicklung begriffen, von denen eine zwei Wedel (der größere 20 cm lang), die andere einen Wedel (16 cm lang) entwickelt hat. Die ältere dieser Pflanzen hat ebenfalls schon vier Ausläufer gebildet. Die Ausläufer durchsetzen innerhalb des Kulturgefäßes den ganzen Raum. Die Mutterknolle fand sich noch ziemlich wohlerhalten vor, obschon sie durch Schrumpfung ihr ursprüngliches Volumen wesentlich verkleinert hatte. Der eine der Ausläufer der Hauptpflanze trug ferner zwei nahezu sitzende Knollen nebst mehreren Seitenausläufern von einigen Millimetern bis Zentimetern Länge. Auch einer der Ausläufer der stärkeren Seitenpflanzen hat eine sicher erkennbare und eine zweite noch etwas zweifelhafte Knollenanlage.

Dies zeigt, daß aus den Knollen rasch kräftige Pflanzen heranwachsen und daß sechs Monate nach dem Auslegen der Knolle die aus ihr erwachsene Pflanze ihrerseits schon wieder Knollen besitzen kann.

---

Knolle war noch recht jung, kaum haselnußgroß; die andere war jedenfalls nahezu ausgewachsen, hatte die Größe einer Walnuß und ließ schon die charakteristische Birngestalt erkennen, durch die sich die erst erhaltenen Knollen dieser Art ausgezeichnet hatten.

Die aus der zweiten Knolle entstandene Pflanze wurde am 4. April 1906 untersucht. Sie bestand aus der primär aus der Knolle entwickelten Hauptpflanze und zehn an den von dieser gebildeten Ausläufern sitzenden Pflanzen, die sämtlich schon Wedel getrieben hatten. Pflanzen auf weniger entwickelter Stufe waren noch zahlreich vorhanden. Die Mutterknolle war wesentlich ausgesogen und verrottet, und ließ sich leicht ablösen. Knollen hatte diese Pflanze sechs. Zwei waren nahe der Hauptpflanze oberirdisch bemerkbar, diese waren nur erbsengroß. Unterirdisch hatte ein Ausläufer, der keine Pflanzen trug, drei schöne, regelmäßig kugelige, großen Haselnüssen gleichkommende Knollen gebildet, eine vierte solche saß an einem anderen Stolo[1].

Zwischen Knollenbildung an den Ausläufern und der Entwicklung von Tochterpflanzen dürften Korrelationen bestehen. Reichlicher Tochterpflanzen bildende Ausläufer scheinen keine Knollen oder nur in geringer Zahl zu erzeugen, während umgekehrt reichlicher Knollen bildende weniger oder keine Tochterpflanzen treiben.

Die Regeneration von Pflanzen aus den Knollen von Nephrolepis war so für zwei Arten, N. hirsutula Prsl. und N. cordifolia Bak. var. tuberosa Bak. (Messinaer Provenienz) nachgewiesen. Weitere Versuche sollten nun die Bedingungen, unter denen die Regeneration erfolgt, etwas näher erschließen. Zu bemerken ist, daß diesen Versuchen Schwierigkeiten aus zwei Ursachen erwuchsen. Die eine bestand darin, daß die Zahl der Knollen, die durch Umfrage von verschiedenen botanischen Gärten bezogen wurden, eine relativ beschränkte war, und daß hierbei Knollen sehr verschiedenen Entwicklungsalters erhalten wurden, während zu Parallelversuchen doch wesentlich gleich beschaffenes Material nötig war. Der zweite Umstand, der hervorgehoben werden muß, ist der, daß, worauf schon eingangs hingewiesen wurde, zweifelsohne in den botanischen Gärten als N. tuberosa verschiedene Arten oder Rassen kultiviert werden, die sich bei der Regeneration nicht gleich zu verhalten brauchen. Es können also die mit den Knollen der einen Pflanze gewonnenen Resultate nicht sicher auch als für die einer Pflanze anderer Provenienz und Qualität gültig angesehen werden.

---

[1] Diese Knollen wurden zu später zu besprechenden Kulturen verwendet. Die beiden Pflanzen, oder besser gesagt Nephrolepis-Stöcke, die aus den am 31. März 1905 ausgelegten Knollen erwachsen waren, wurden am 3. September 1906 einer erneuten Revision unterzogen. Als Ergebnis dieser Revision will ich hervorheben, daß unter den Wedeln beider Pflanzen keiner fertil war, daß die eine Pflanze, die am 4. April 1906 ihrer Knollen beraubt war, nun keine Knollen besaß, während die andere zwei große und eine kleinere Knolle trug.

Die Provenienz und die erhaltene Benennung der Pflanze wird daher bei jedem Versuche besonders angegeben werden und wird am Schlusse, soweit als möglich, auch eine Klarlegung über die knollenbildenden Arten versucht werden. Die hauptsächlichste Fragestellung bei den einzelnen Versuchen soll durch ein Schlagwort, gewissermaßen eine Kapitalbezeichnung, angedeutet werden.

## Einfluß des Alters der Knollen auf die Regeneration.

Am 10. November 1905 erhielten wir eine Pflanze, bezeichnet als Nephrolepis tuberosa Prsl., aus dem botanischen Garten zu Straßburg, die reichlich Knollen besaß. Mit diesen wurden weitere Versuche eingeleitet, einerseits um ausgedehnter die Frage zu prüfen, ob die Bildung der Pflanzen aus den Knollen (abgesehen von dem negativen Resultat mit den aus Java mitgebrachten) allgemein so prompt erfolgt, wie bei den bisherigen drei geprüften Knollen, andererseits um eventuell den Einfluß kennen zu lernen, den das Alter der Knollen hierbei hätte.

So wurden auf Sphagnum in Töpfe ausgelegt (10. November 1905):

A. Eine Partie von fünf alten Knollen, durch wenige Reste von Spreuschuppen nur gedeckt. Vier davon sicher voll ausgewachsen (eine davon ganz abgeplattet, offenbar infolge starker mechanischer Pressung während der Entwicklung), die fünfte nur kirschkerngroß, machte den Eindruck einer alten, aber früh in der Entwicklung zurückgebliebenen.

B. Jüngere, hellgrün gefärbte Knollen, noch reichlich mit Spreuschuppen gedeckt. Diese wurden in vier gesonderte Töpfe auf Sphagnum wie folgt verteilt:

1. Eine ausgewachsene und eine wohl nahezu ausgewachsene Knolle.
2. Zwei Knollen von etwa $^2/_3$ der Größe ausgewachsener.
3. Eine Knolle von etwa halber Größe.
4. Zwei Knollen, eine etwa $^1/_4$, die andere $^1/_8$ der Größe ausgewachsener zeigend.

Die Ergebnisse sind folgende:

Für A. Schon am 21. November ist an zweien der alten Knollen Treiben bemerkbar. Am 5. Januar 1906 hat die eine bereits einen unausgewachsenen Wedel von 3 cm Länge, und treibt aus der Basis des neuen Pflänzchens zwei Stolonen (1 und $2^1/_3$ cm lang). Der Trieb der zweiten Knolle zeigt hingegen vorläufig den Charakter eines Stolo. Er ist nicht ganz 1 cm lang und weist bereits einen angelegten Seiten-Stolo und mehrere Wurzeln auf. Eine Revision am 24. März 1906 ergab, daß nun auch der Austrieb der zweiten Knolle, der anfänglich stolonenartig erschien, jetzt zur beblätterten Pflanze geworden ist.

Zwei der großen alten Knollen haben nicht ausgetrieben, die ausgelegte kleine, anscheinend verkümmerte, ist nicht auffindbar.

Der Versuch zeigt also, daß alte Knollen befähigt sind, sehr rasch zur Bildung einer Pflanze zu schreiten, daß aber nicht alle dies tun.

Für B. 1. Eine der Knollen und zwar die kleinere zeigt am 23. März den Austrieb einer Pflanze.

Für B. 2. Die eine Knolle läßt am 5. Januar 1906 einen Trieb erkennen. Am 23. März besitzt diese schon einen Wedel von 10 cm Länge; auch die zweite Knolle hat ausgetrieben und hat den ersten Wedel.

Für B. 3. Am 5. Januar 1906 war Austreiben bemerkbar, doch scheint das junge Pflänzchen früh eingegangen zu sein, da die am 23. März vorgenommene Revision keine Spur davon nachzuweisen vermochte.

Für B. 4. Eine der Knollen war am 23. März 1906 verschwunden, die andere ohne Trieb.

Es sind also auch nicht ausgewachsene, jüngere Knollen bis zu halber Größe geeignet Pflanzen zu bilden, nur tritt bei diesen eine beträchtliche Verzögerung gegenüber alten im Regenerationsprozeß ein. Bei letzteren (Versuch A) war der Austrieb der Pflanzen schon am 11. Tage erkennbar, bei den jüngeren kam es frühestens erst nach gut $1^1/_2$ Monaten dazu. Auch in der Serie B bildeten aber nicht alle Knollen eine Pflanze. Abgesehen von denjenigen der Serie B 4, bei denen die Kleinheit und Jugend der Knollen, die erst $^1/_8$—$^1/_4$ der Größe ausgewachsener erreicht hatten, daran Schuld tragen möchte, bildete auch eine der Knollen der Reihe B 1 keine Pflanze.

## Regenerieren auch Knollen, denen der apikale Vegetationspunkt genommen wurde?

Das mit alten und jungen Knollen der eben besprochenen Kulturreihe erhaltene Ergebnis ließ mich nun, mit Berücksichtigung des negativen Erfolges, welchen die aus Java mitgebrachten Knollen ergeben hatten, nach den Ursachen suchen, warum etwa einzelne Knollen nicht zur Bildung einer Pflanze schreiten. Am Scheitel der Knollen befindet sich ein stets leicht nachweisbarer Vegetationspunkt. Dr. Sperlich, der über meine Aufforderung eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der so eigenartigen Stolonen von Nephrolepis unter-

Mo. Bot. Garden
1908

nahm und inzwischen veröffentlichte[1]), hat auch den Vegetationspunkt an den Knollen untersucht. Die Scheitelzelle ist stets leicht nachzuweisen, Blattanlagen, auch in rudimentärster Anlage, sind nicht vorhanden. Über diesen Punkt finden wir übrigens schon in den schönen Untersuchungen Lachmanns[2]) folgende Angabe: „L'extrémité du tubercule, c'est-à-dire le point diamétralement opposé à son insertion sur le stolon, est couverte de poils scarieux imbriqués sur un sommet végétatif saillant comme celui des stolons normaux".

Auch Velenovský gedenkt l. c., wie das Zitat pag. 44 zeigt, dieser Scheitelknospe.

Es lag nahe zu vermuten, daß die Entwicklung einer Pflanze aus der Knolle davon abhängt, ob zur Zeit der Auslegung der Knollen der Vegetationspunkt derselben noch intakt vorhanden sei. Zur Entscheidung dieser Frage wurde nachstehender Versuch eingeleitet. Vorher habe ich noch zu bemerken, daß die Knollen, die zu diesen Versuchen verwendet wurden, und resp. die sie tragende Pflanze, aus Prag, aus dem Garten der deutschen Universität kamen. Die Pflanze war als N. tuberosa var. philippinensis bezeichnet. Knollen waren reichlich vorhanden; sie zeichneten sich durch sehr unregelmäßige Gestalt, Vorhandensein grubiger Vertiefungen etc. aus, und war vielfach makroskopisch die Lage des Vegetationspunktes schwer zu bestimmen. In Fig. 3 *a—d* sind solche abgebildet. Eine größere Zahl Knollen wurde aus diesem Grunde für den erwähnten Versuch nicht verwendet. Auch hatten diese Knollen aus ihrer Oberfläche mehrfach Wurzeln getrieben, was mir an anderen Nephrolepisknollen bisher nicht aufgefallen war.

Wieweit ferner eine Angabe des Herrn Garteninspektors Urban in Prag zutreffend sein mochte, konnte ich vorläufig nicht ermessen. Wir hatten nämlich um Knollen in Prag schon im Herbst angesucht. Darauf schrieb unterm 4. November 1905 Herr Urban dem hiesigen Universitätsgärtner: „Die gewünschten Nephrolepis tuberosa-Knollen werde ich Ihnen erst im März senden, da die Pflanze die Knollen nur im Frühjahr hat, die sie dann gegen den Herbst wieder verliert." Das konnte ja zutreffen, falls die Prager Pflanze eine eigene, auch dadurch gekennzeichnete Art oder Rasse repräsentierte. Allgemein gilt dies indessen jedenfalls nicht, was die am 10. November aus Straßburg bezogene N. tuberosa (vergl. pag. 48) und meine junge, aus einer aus Messina bezogenen Knolle gezogene Pflanze (vergl. pag. 46) erweist. (Vergl. im Gegenstande noch die später folgende Bemerkung).

---

[1]) Ergänzungen zur Morphologie und Anatomie der Ausläufer von Nephrolepis. Diese Zeitung, Bd. XCVI, 2. H.

[2]) Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères. (Lyon 1889, pag. 156).

An sechs Knollen wurde mit dem Rasiermesser ein kleines Stückchen abgetragen, mit dem sicher oder mehr minder sicher auch der Vegetationspunkt entfernt war. An sechs Knollen hingegen wurde eine solche Amputation nicht vorgenommen. Beiderlei Knollen wurden am 21. März 1906 auf Sphagnum im Warmhause ausgelegt. Die intakten Knollen trieben schon in kürzester Frist alle aus (bei dreien war dies schon am 4. April bemerkbar, am 9. April auch bei dem Rest), während bei den dekapitierten zu der Zeit noch nichts von einem Triebe zu sehen war. Das schien zunächst in der Tat dafür zu sprechen, daß die Nephrolepisknollen nur dann eine Pflanze zu bilden vermögen, wenn ihr scheitelständiger Vegetationspunkt intakt erhalten ist. Allein am 21. April waren auch an den Knollen mit abgetragenem Scheitelpol, an vieren, Regenerationstriebe erkenntlich, und eine Knolle zeigte deren sogar zwei. Einen rechts und einen links, etwa 6 mm vom abgetragenen Pol entfernt. Diese Knolle wurde am 30. Mai photographiert und ist sie in Fig. 4 wiedergegeben. Die eine gebildete Knospe hat schon einen Wedel entwickelt, die zweite rechts (mit Pfeil bezeichnet) steht in der Entfaltung noch zurück. Später hat noch eine fünfte der sechs dekapitierten Knollen einen Regenerationstrieb gebildet, die sechste blieb dauernd ohne solchen. Diese Schlußrevision der Kultur erfolgte am 3. September 1906. Von den regenerierenden Knollen war bishin eine samt ihrem Regenerat abgestorben, drei hatten sehr kräftige Pflanzen entwickelt, und eine von diesen war besonders hervortretend; sie besaß schon viele Ausläufer, an denen 10 angelegte Tochterpflanzen gezählt werden konnten. Die Wedel der Pflanze waren noch steril, Knollen zeigten sich an den Ausläufern noch keine.

An den Knollen der aus Prag bezogenen Nephrolepis tuberosa var. philippinensis findet also das Austreiben von Pflanzen auch aus Knollen mit dekapitiertem Scheitelpol statt. Nur war die Regeneration an den nicht dekapitierten Knollen schon nach 14—20 Tagen erkennbar, während sie an den dekapitierten verzögert, erst nach 30 Tagen eintrat.

Verallgemeinern, als gültig für die Knollen aller Nephrolepisarten, möchte ich das erhaltene Resultat nicht. Die Prager Pflanze scheint eine besondere Art oder Rasse zu sein, wofür ja auch die Bezeichnung als var. philippinensis spricht. obschon ich nicht bestimmen kann, auf wen diese Namengebung zurückzuführen ist. Davon indes noch später.

Aber für die Verschiedenheit dieser Pflanze von der javanischen N. tuberosa, ferner von der aus Messina erhaltenen N. cordifolia Baker var. tuberosa Baker spricht einiges.

Ich erwähnte schon die unregelmäßige Gestalt der Knollen, die überdies durch grubige Vertiefungen ausgezeichnet sind. Fig. 3*a*—*d* führt einige dieser Knollen nach photographischer Aufnahme (etwas verkleinert, im Verhältnis 8:10) vor. Jene in 3*a* ist eine dekapitierte, vor erfolgter Regeneration. Man bemerkt gegenüber ihrer Insertion am Stolo-Stücke (*st*) die durch die Dekapitation hervorgerufene Abflachung. Aus der Oberfläche der Knolle sind mehrere Würzelchen hervorgewachsen. Die durch die Figuren 3*b*, *c*, *d* dargestellten sind alles schon regenerierende Knollen (ausgelegt am 21. März 1906, photographiert am 21. April 1906), und eine Betrachtung der Bilder mit der Lupe wird das Regenerat besser hervortreten lassen. Diese Knollen gehörten einer Seitenversuchsreihe an, und wurden bei dem erwähnten Parallelversuch (einerseits dekapitierter Scheitelpol, andererseits belassener) nicht verwendet, weil die Lage des Scheitelpols unsicher war.

Dann habe ich am 3. Sept. 1906 die aus Prag am 21. März 1906 erhaltene Stammpflanze, von der die Knollen[1] zu dieser Versuchsreihe abgeerntet worden waren, und die seither gesondert in einem großen Topfe kultiviert wurde und prächtig gedieh, einer Revision unterzogen und gefunden, erstens, daß die Wedel reichlich fruktifizieren, zweitens — und dies möchte ich hier mehr hervorheben —, daß nun im Herbst keine Knollen oder erkennbare Anlagen solcher an den unterirdischen Teilen vorhanden waren. Es scheint dies die pag. 50 erwähnte Bemerkung des Herrn Garteninspektors Urban in Prag zu bestätigen und dafür zu sprechen, daß bei dieser Nephrolepis die Knollenbildung auf einen gewissen Zeitpunkt fixiert sei. Daß bei anderen Arten oder Formen auch im Herbst Knollen vorhanden sind, ist schon aus den früher gemachten Angaben (pag. 50) ersichtlich. Auf die Frage nach den Nephrolepisarten, die Knollen bilden, wird übrigens später noch gesondert zurückzukommen sein. Erwähnen will ich aber noch, daß in der angeführten Seitenserie, die mit den Knollen dieser N. tuberosa var. philippinensis angestellt wurde, eine „nicht dekapitierte" Knolle an zwei voneinander etwa 4 mm entfernten Punkten, die offenbar zwei vorhanden gewesenen Vegetationspunkten entsprachen, auszutreiben begann.

---

[1] Das Vorkommen von Knollen an der Pflanze, auch im Herbste, ist damit allerdings nicht widerlegt; denn unserer Pflanze wurden im Frühjahre zu Versuchszwecken eben alle Knollen genommen. Daß, wenn solches nicht geschehen wäre, an der Pflanze Knollen auch im Herbste zu finden gewesen wären, erscheint mir doch wahrscheinlich.

Die Frage, ob bei der Dekapitation des Scheitelpols infolge der Dekapitation neue Vegetationspunkte entstehen, oder ob nur schon vorhandene ihre Tätigkeit aufnehmen, ist nicht entschieden. Wahrscheinlich scheint mir aber das letztere zu sein, und gewiß ist, daß die Regeneration nie aus der Schnittfläche erfolgte, sondern aus intakten Stellen der übrigen Knollenoberfläche.

Daß keine Neubildung von Vegetationspunkten an den Knollen vorliegt, wird nahezu zur Gewißheit, wenn wir das beachten, was Lachmann und neuerlich Sperlich[1]) über die Verzweigung der Stolonen mitgeteilt haben. Alle Verzweigungen sind demnach Anlagen, die im Hauptvegetationspunkt ihren Ausgang nehmen; ausnahmsweise nur entwickeln sie sich rasch weiter, zum großen Teil verharren sie als schlafende Augen, die zu geeigneter Zeit und durch besondere Verhältnisse angeregt, zu neuer Tätigkeit erwachen. Bei der nahen Beziehung, welche zwischen Stolonen und Knollen herrscht, ist nun für die letzteren ein abweichendes Verhalten kaum zu erwarten. Die Knollen sind ja ein metamorphosiertes Stück eines Stolo und können, wie wir sehen werden, auch wieder als Stolo weiterwachsen, zur Stolonennatur gewissermaßen zurückkehren.

Ob nun schlafende Augen auch an den Knollen anderer Arten auftreten oder nicht, könnte nur der Versuch sicher entscheiden. Das Ziel dieser Versuchsserie, eine Aufklärung dafür zu gewinnen, warum die vier ausgelegten Knollen der aus Java mitgebrachten N. tuberosa und einzelne der aus anderen Versuchsreihen erwähnten zu keiner Regeneration geschritten waren, wurde durch diese Versuche nicht erreicht. Es könnten bei dieser Nephrolepisrasse oder -Art schlafende Augen an den Knollen fehlen, und es könnte das Nichteintreten einer Regeneration in einer Läsion des Scheitelvegetationspunktes begründet sein. Besondere Sorgfalt wurde den Knollen bei der Verpackung und beim Transport — von Tjibodas nach Buitenzorg und von dort nach Europa — ja nicht zuteil — eine Schädigung der Scheitelvegetationspunkte könnte leicht vorgekommen sein. Entscheidend wären also erst Versuche mit sicher intakten Knollen der javanischen Nephrolepis.

Andererseits erscheint es aber auch denkbar, daß bei den Knollen der javanischen N. tuberosa die Funktion, als Wasserspeicher zu dienen[2]),

---

1) pag. 462.

2) Über Versuche, die dieses Leistungsvermögen der Knollen dartun, vergl. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I, pag. 203.

so sehr vorherrscht, daß die Fähigkeit, sich auch als Reproduktionsorgan zu betätigen, wenigstens weitgehend in den Hintergrund getreten ist und seltener zur Auslösung gelangt[1]).

Vielleicht steht damit im Zusammenhange die nach dem Abfallen der Spreuschuppen hervortretende bleiche, transparente Färbung dieser Knollen und ihre geringe Neigung, unter dem Einflusse des Lichtes zu ergrünen (vergl. pag. 46).

Die gleichen Eigenschaften zeichneten Knollen aus, die ich als N. tuberosa aus dem Grazer botanischen Garten erhielt. Im Herbst 1905 kam mir nur eine zu, im Frühjahr 1906 erhielt ich über neuerliches Ansuchen deren zwei. Auch diese Knollen haben bisher keine Pflanzen ergeben und scheint also auch hierin ein mit den Knollen der javanischen gleiches Verhalten vorzuliegen[2]). Wünschenswert wäre es allerdings gewesen, diese Beobachtungen an einem größeren Knollenmaterial ausgeführt zu sehen.

Auch aus dem Straßburger botanischen Garten erhielten wir am 19. April 1906 unter der Bezeichnung N. tuberosa Presl, drei Knollen, welche ihrer Beschaffenheit nach mit den im Herbste 1905 erhaltenen, zu den pag. 48 besprochenen Versuchen verwendeten, nicht übereinstimmten, hingegen durch das bleiche, transparente Aussehen an die aus Graz erhaltenen Knollen erinnerten. Es ist immerhin einigermaßen bezeichnend, daß von diesen drei unter bestimmter Fragestellung zu einem Versuche herangezogenen Knollen ebenfalls keine zur Bildung einer Pflanze schritt. Es ist also einigermaßen wahrscheinlich, daß eine Nephrolepisart oder -Rasse existiert, bei der die Knollen weniger als Vermehrungsorgane zu funktionieren scheinen und hauptsächlich der Wasserspeicherung dienen. Dazu scheint die javanische Nephrolepis tuberosa zu gehören. Für die Knollen dieser hat Goebel den Wassergehalt zu 96,3 % des Gewichtes bestimmt und er sieht in ihnen der Hauptsache nach Reservestoffbehälter für Wasser und hebt ihren geringen Gehalt an plastischem Material hervor. Bei anderen Arten und Rassen sind aber die Knollen entschieden viel reicher an als Baustoff verwendbarer Reservesubstanz. Ich selbst untersuchte eine der im Frühjahre 1905 aus Bozen erhaltenen Knollen der Nephrolepis hirsutula. In dem großzelligen Parenchym war Stärke in nicht zu geringer Menge vorhanden, wenn schon die Stärkekörner nicht besonders groß waren und keineswegs die Zellen füllten. Fehlingsche Lösung gab starke Niederschläge, welche auf einen reichen Zuckergehalt wiesen. Ähnliches berichtet a. a. O. Sperlich. Er schreibt: „Was die Reservestoffe anbelangt, so kann hervorgehoben werden, daß die Zellen der jungen Knolle (Längsdurchmesser derselben bis zu 7 mm) mit Stärkekörnern dicht gefüllt sind. Die ausgewachsenen Knollen enthalten zwar, wie schon Lachmann (pag. 156) bemerkt hat, nur kleine Stärkekörner in spärlicher Anzahl, doch ist der Zuckergehalt dieser Knollen jedenfalls ein bedeutender. Ich konnte sowohl im Schnitte auf dem Objektträger als auch im wässerigen Auszuge gepreßter Knollen reichlich kupferreduzierende Substanzen feststellen. Es ist wohl anzunehmen, daß die Knollen je nach den Verhältnissen des Standorts und den übrigen Lebensbedingungen der Pflanze bald mehr als Wasserspeicher, bald mehr der vegetativen Vermehrung dienen werden. Daß der Gehalt an Zucker für die Anziehung und das Festhalten von Wasser in vorliegendem Falle von großer Bedeutung ist, darf als in hohem Maße wahrscheinlich angenommen werden. Vergl. in dieser Beziehung: A. Wagner, Über einen Fall besonderer Lebensenergie bei Fourcroya gigantea Vent. Ber. des naturw.-mediz. Vereines in Innsbruck 1902/03, pag. 6 und 17 des S. A.“

---

[1]) Ebendort erwähnt Goebel: „Nur in zwei Fällen von zahlreichen untersuchten sah ich die Knolle in einen Ausläufer sich fortsetzen“.

[2]) Eine der am 17. April 1906 erhaltenen Knollen war allerdings am 21. Juli schon abgestorben. Hingegen hat die zweite Knolle, sowie die im Herbste 1905 erhaltene bisher (2. Okt. 1906) nicht ausgetrieben. Eine Knolle dieser Grazer Nephrolepis ist in Fig. 2 *b* abgebildet.

Gegenüber der Sperlichschen Auffassung, der die Inhaltsverhältnisse der Knollen je von den Standortsverhältnissen abhängig und nach ihnen wechselnd vermutet, möchte ich eher dazu neigen, diese Verschiedenheiten als von den Arten oder Rassen abhängig anzunehmen. Eine vergleichende Prüfung des Wassergehaltes und der Zellinhaltsstoffe einerseits der javanischen Nephrolepis tuberosa, andererseits jener einer sehr willig und regelmäßig zur Regeneration schreitenden Art oder Rasse wäre recht lehrreich und interessant; sie mußte aber mangels des geeigneten Materials vorläufig unterbleiben.

## Auslösung der Regeneration durch die Abtrennung der Knollen aus dem Zusammenhang mit der Mutterpflanze. Beziehungen zwischen Regeneration und Licht.

Die bisher besprochenen Regenerationsversuche waren alle mit von der Mutterpflanze abgetrennten Knollen vorgenommen worden und stets waren die Knollen dem Lichte ausgesetzt gewesen. Es ist kein Zweifel, daß die Ablösung der Knollen von der Mutterpflanze ein zur Regeneration führender, auslösender Faktor ist. Die mit einer größeren

Knollenzahl, an 30 Stück etwa, vorgenommenen Versuche der letzten Versuchsreihe, zu der die Prager Pflanze N. tuberosa var. philippinensis verwendet worden war, ergaben sozusagen ausnahmslos Regeneration, und zwar in einem Zeitraum von 2—3 (an dekapitierten Knollen bis 4) Wochen, während diese Knollen im Laufe eines gleichen Zeitraumes sicherlich nicht alle Pflanzen gebildet hätten. wenn sie im Zusammenhange mit der Mutterpflanze geblieben wären. Daß die Ablösung von Teilen erst die Regeneration vielfach auslöst, ist ja eine so verbreitete Erscheinung, daß weiter nicht darauf eingegangen zu werden braucht. Daß aber die Knollen auch im Zusammenhange mit der Mutterpflanze unter bestimmten Umständen, deren nähere Bestimmung allerdings schwer zu ergründen sein dürfte, zum Austrieb schreiten, konnte vom Anfang an nicht zweifelhaft sein[1]). Liegt ja doch schon die in der Fußnote pag. 54 mitgeteilte Beobachtung Goebels vor, der selbst an den zur Regeneration so wenig disponierten Knollen der javanischen N. tuberosa „in zwei Fällen von zahlreichen untersuchten" die Knolle in einen Ausläufer sich fortsetzen sah.

An den dem Lichte exponierten Knollen erfolgt aber in der Regel unmittelbar die Regeneration einer beblätterten Pflanze. Der Schluß, daß darin eine Lichtwirkung zu suchen sei, ist naheliegend; immerhin empfahl sich die Vornahme ad hoc ausgeführter Versuche.

Zunächst wünschte ich auch selbst zu sehen, wie sich an einer Pflanze belassene Knollen verhalten, was sie regenerieren. Zu dem Zwecke benützte ich eine aus Palermo mit der Bezeichnung „Nephrolepis tuberculata Hort. Gall"[2]) am 9. Mai 1906 erhaltene Pflanze, die außer einer ausgesogenen, verschrumpften Knolle zwei große, frische Knollen nebeneinander trug, von denen eine einen kurzen, höchstens 1 mm langen Austrieb am Scheitel zeigte. Die Knollenzahl war zu anderen Versuchen zu gering, so wurde die Pflanze eingetopft — mit der Absicht, zu erfahren, was die an der Mutterpflanze belassenen Knollen produzieren. Am 12. Juli wurde die Pflanze untersucht, eine der Knollen hatte ausgetrieben. Ihren Austrieb gibt Fig. 2, Tafel II nach photographischer Aufnahme wieder. Da die makroskopische Analyse für sich unsicher war, wurde auch eine mikroskopische Untersuchung vorgenommen, auf Grund deren Ergebnisses nun das Bild folgendermaßen erläutert werden kann. Die Knolle bildet zunächst den etwa 1,3 cm langen Stolo *St*, der sich darauf in die Äste *St* und $St_1$ gabelt; der mit *St* bezeichnete ist etwas kräftiger und repräsentiert offenbar die Fortsetzung der primären Achse, während $St_1$ der nur etwas an Stärke zurücktretende Seitenast derselben ist[1]). Sowohl die unverzweigte primäre Achse, sowie ihre Fortsetzung und der Seitenzweig $St_1$ sind durch die aus ihnen hervortretenden Würzelchen als Stolonen gekennzeichnet. Sowohl *St* als $St_1$ gabeln sich über kurzes aber wieder; *St* in die beiden Zweige *a* und *b*, $St_1$ in die Zweige *c* und *d*. (Der Gabelzweig *d* liegt über *c* und tritt in der Figur etwas weniger deutlich hervor). In beiden Fällen ist der Gabelungsort durch den Austritt einer Wurzel (*w* und $w_1$) gekennzeichnet. Der eine der beiden Gabelzweige trägt nun in beiden Fällen wieder Würzelchen und wird dadurch als Stolo erkennbar. Dies ist der Fall beim Zweige *a*, wo das über der Gabelungsstelle aus ihm hervorgetretene Würzelchen auch im Bilde gut erkennbar ist, und beim Zweige *c*, wo die nach oben abgegangene Wurzel $w_2$ im Bilde nur projiziert erscheint. Die anderen beiden Zweige (*b* und *d*) lassen keine Wurzeln erkennen und es ist makroskopisch nicht entscheidbar, ob sie Seitenstolonen oder noch junge Wedel sind. Die histologischen und morphologischen Verhältnisse weisen aber nach, daß es sich in dem Zweige *b* um einen jungen Wedel handelt, und daß auch *d* gleicher Natur ist. Wir sehen also, daß die an der Mutterpflanze belassene, unterirdische Knolle in einen Stolo austreibt, der sich eventuell verzweigt und welche Zweige dann beide, obschon die Oberfläche noch nicht erreicht ist, zur Bildung eines Blattes schreiten, während die Stolonen zunächst ihren Charakter bewahren. Wahrscheinlich hätten *St* und $St_1$, wenn unsere Knolle ungestört weiter gearbeitet hätte, nach einiger Zeit je ein zweites Blatt entwickelt.

---

[1]) Möglicherweise wäre ein rasches Austreiben der Knollen zu erzielen, wenn der Mutterpflanze die ausgebildeten Blätter genommen würden, und noch wahrscheinlicher, wenn die Vegetationspunkte der vorhandenen, Blätter erzeugenden Sprosse zerstört würden. Solche Versuche wurden aber nicht durchgeführt.

[2]) Im „Index Filicum" von Christensen findet sich eine Nephrolepis tuberculata nicht erwähnt; offenbar ist es nur eine in den Gärten eingedrungene Bezeichnung für N. tuberosa.

Also auch auf gewöhnlicher Stolonenachse, mit dem einfachen axilen Leitstrang, können Blätter entstehen, und nicht nur an den Rhizomen, die einen ganzen Bündelring am Querschnitt führen. Diese Tatsache hätte, wenn bekannt, die seinerzeit geführte Streitfrage, ob die Stolonen Wurzeln oder Sprosse sind, im letzteren Sinne wohl rasch entschieden. Solche Stolonen scheinen also

---

1) Über die scheinbar gabelige Teilung, die dann entsteht, wenn der am Vegetationspunkt angelegte Seitenzweig rasch sich entwickelt, vergl. die Angaben in der Abhandlung Sperlichs, pag. 462.

zunächst Blätter in sehr weiten Abständen, gewissermaßen in gestreckten Internodien zu bilden (vergl. einen weiter unten gebrachten, diesbezüglichen Beleg) und werden den Übergang in das Rhizom mit gestauchter Blattstellung und ausgezeichnet durch den Besitz eines Bündelrohres erst vollziehen, wenn die Vegetationspunkte die Oberfläche und das Licht erreichen.

Jedenfalls ist an der an der Mutterpflanze belassenen Knolle, solange dieselbe unterirdisch liegt, ihr Trieb regelmäßig ein Stolo. Dies lehrt der oben beschriebene Fall, aber auch schon die Beobachtung Goebels, die in der Fußnote pag. 54 angeführt ist. Nur ist aus dieser Angabe Goebels nicht zu ersehen, welche Länge die Fortsetzung der Knolle als Ausläufer erreicht hat. Ferner habe ich den Austrieb eines Ausläufers noch an drei anderen an der Mutterpflanze befindlichen Knollen beobachtet. Der eine Stock von Nephrolepis cordifolia Bak. var. tuberosa, den ich aus den von Messina bezogenen Knollen gezogen hatte (vergl. pag. 46) und die zu den ersten Regenerationsversuchen gedient hatten, wurde am 5. Sept. 1906 neuerlich untersucht. Er besaß zurzeit zwei große und eine verzwergte kleine Knolle und alle drei hatten einen stolonenartigen Fortsatz getrieben, von 0,7 bis 1,3 cm Länge. Fig. 3, Tafel II zeigt eine der großen Knollen mit dem ausläuferartigen Fortsatz, Fig. 4 die verzwergte Knolle mit dem Stolofortsatz *St*[1]).

Was den Austrieb der in Zusammenhang mit der Mutterpflanze befindlichen Knollen auslöst, ist schwer zu bestimmen. Es könnte dies durch die Überfülle gespeicherter Reservestoffe geschehen, es können aber auch andere günstige Verhältnisse, Eintritt etwa größerer Bodenfeuchtigkeit usw. die Anregung hierzu geben. Wahrscheinlich können verschiedene Anlässe dazu führen. Auch Störungen in den Leitungsbahnen, die, wenn auch der Zusammenhang mit der Mutterpflanze noch äußerlich gewahrt ist, doch gewissermaßen physiologisch schon wie eine Abtrennung wirken können, dürften oft Anlaß zum Treiben sein. Offenbar sehr häufig erfolgt der Austrieb der Knollen erst dann, wenn eine Ablösung von der Mutterpflanze erfolgt ist.

---

1) Diese Figuren zeigen zugleich, wie groß in Gestalt und Form bei einer und derselben Pflanze die Abweichungen der Knollen zu sein vermögen, wenn schon im allgemeinen die Arten oder Rassen ein bestimmter Formtypus der Knollen mehr minder zu charakterisieren scheint. Bei der wiederholten Untersuchung, der die betreffende Pflanze unterzogen war, ist es auch denkbar, daß eine Störung in der Entwicklung die Ursache zur Verzwergung der kleinen, scheibenförmig am Vorderende abgeplatteten Knolle abgab.

An der Pflanze, welche die an der Mutterpflanze belassene Knolle, die in Fig. 2, Tafel II vorliegt, austreiben ließ, waren, wie früher erwähnt, ursprünglich zwei Knollen vorhanden, von denen die zweite auch bei einer späteren Revision (3. September 1906) noch keinen Trieb gebildet hatte. Diese Knolle löste sich aber bei leichtem Abspülen der Erde von den Rhizomen, Ausläufern und Wurzeln im Wasser ab, welcher Prozeß sich wahrscheinlich in Kürze auch im Boden vollzogen haben würde. Diese am 3. September 1906 auf einem Topfe ausgelegte Knolle ließ in der Tat schon Ende desselben Monates einen auswachsenden Trieb erkennen.

### Vergleichende Kultur isolierter Knollen, einerseits versenkt im Boden und dem Lichte entzogen, andererseits diesem ausgesetzt, oberirdisch.

Von einer der 1905 aus einer Bulbe (bezogen aus Messina, als N. cordifolia Bak. var. tuberosa, vergl. pag. 46) erzogenen Pflanzen erntete ich am 4. April 1906 sechs Knollen, vier schöne große und zwei kleinere. Drei Knollen zeigten am Scheitel bereits vor der Abtrennung von der Mutterpflanze einen millimeterlangen Austrieb. Da die kleineren Knollen kein Resultat ergaben, so werden im folgenden nur die vier großen berücksichtigt. Dieselben wurden zu einer Parallelkultur verwendet, in deren einer

A: zwei Knollen in der Erde versenkt horizontal ausgelegt wurden, während in der anderen

B: zwei Knollen oberirdisch ausgelegt wurden.

Bei der Kultur A wurde zuerst am 16. Mai nachgegraben, um zu sehen, was die Knollen erzeugt haben. Beide hatten einen stolonenartigen Trieb gebildet, der bei einer $1\,{}^1/_2$ cm Länge hatte und den Gipfel nach aufwärts gebogen zeigte, während er bei der zweiten gut 2 cm lang und ganz schlank war. Die Knollen wurden in möglichst gleicher Lage dann wieder in die Erde versenkt. Am 20. Juni hat eine der Knollen ihr Regenerat zur Oberfläche vorgetrieben und setzte mit der Aufrollung eines Wedels ein, der am 12. Juli entfaltet vorlag. An diesem Tage wird die Knolle samt entstandener Pflanze vorsichtig ausgehoben und konserviert. Sie liegt in Fig. 5, Tafel II in photographischer Reproduktion vor. Wir sehen einen stolonenartigen Austrieb (*St*) mit reicher Bewurzelung, der bei $St_1$ einen kurz gebliebenen Seitenausläufer trägt; nachdem er etwa 3 cm Länge erreichte und noch unterirdisch verlief, bildete er einen Wedel und wuchs dann wieder, etwa 2,4 cm, als Stolo weiter. Sein Scheitel erreichte nun nahezu die Oberfläche und zeigt eine Gabelung in die beiden Zweige *a* und *b*; *a* trägt noch ein Würzelchen und ist offenbar die Fortsetzung des Stolo, während *b* ein zweiter, junger Wedel ist. An die Oberfläche gelangt, wäre der Vegetationspunkt wohl zur Bildung gestauchter Internodien, d. h. eines Rhizoms übergegangen.

Auch der Austrieb der zweiten Knolle, der oberirdisch noch nicht zum Vorschein gekommen war, wurde am 12. Juli konserviert. Fig. 6, Taf. II zeigt, daß es sich vermutlich um gleiche Vorgänge hierbei gehandelt hätte. Der reich bewurzelte Stolo *St* bildete gleich an der Basis einen kurz gebliebenen Seitenstolo $St_1$, und weiter gegen die Spitze einen gleichen $St_2$. Am Scheitel ist deutlich eine Gabelung erkennbar, die jedenfalls der ersten Wedelanlage entspricht.

Wir sehen also, daß die unterirdisch ausgelegten, isolierten Knollen stets einen Stolo regenerieren, der mehr oder weniger Seitenausläufer treibt, und, wie Fig. 5 deutlich zeigt, noch unterirdisch wachsend zur Wedelbildung schreiten kann, obwohl vorläufig die Achse den Stolonencharakter beibehält. Die unterirdisch ausgelegten, isolierten Knollen zeigen demnach wesentlich dasselbe Verhalten wie die an der Pflanze belassenen.

Gehen wir nun an die Betrachtung der Ergebnisse der Parallelkultur B, bei der die Knollen oberflächlich, dem Lichte ausgesetzt, ausgelegt waren. Ich notierte am 16. Mai: „Die beiden Knollen haben schon lange einen Antrieb, aber noch keinen Wedel. Der Trieb ist gestaucht, nicht 1 cm lang. Es ist offenbar eine Ausläuferanlage, die sich unter Einfluß des Lichtes zum Laubtrieb langsam umgestaltet.“ Dabei ist daran zu erinnern, daß, wie pag. 59 erwähnt wurde, drei der in dieser Kultur verwendeten Knollen, schon als sie der Mutterpflanze entnommen wurden, einen 1 mm langen stoloartigen Austrieb besaßen. Am 30. Mai waren bei den Regeneraten beider Knollen die ersten Wedel in Entfaltung begriffen, in einem Falle die untersten Fiedern erkennbar. Eine der Knollen ist in Fig. 5 *a*, Taf. I nach photographischer Aufnahme am gleichen Tage dargestellt. Man sieht den Wedel aufwärts gerichtet. Die beiden Pflanzen wurden weiter kultiviert. Am 12. Juni hatten beide einen Wedel von ca. 12 cm Länge schon völlig entfaltet. Am 12. Juli wurde die eine Pflanze konserviert und gibt ihre Abbildung Fig. 7, Taf. II. Wir sehen den kurzen (etwa 0,5 cm) stoloartigen Antrieb *St*, von dem ein weiterausgreifender, dünner Seitenstolo ($St_1$) und viele Wurzeln entspringen. Auch $St_1$ trägt Wurzeln, aber auch schon Seitenausläufer dritter Ordnung ($St_2$). Dann geht der Stolo in die Ausbildung des Rhizoms mit gestauchten Internodien über, neben dem entfalteten Wedel steht unmittelbar der zweite in Entfaltung begriffene. Die zweite Pflanze verhielt sich zurzeit wesentlich gleich.

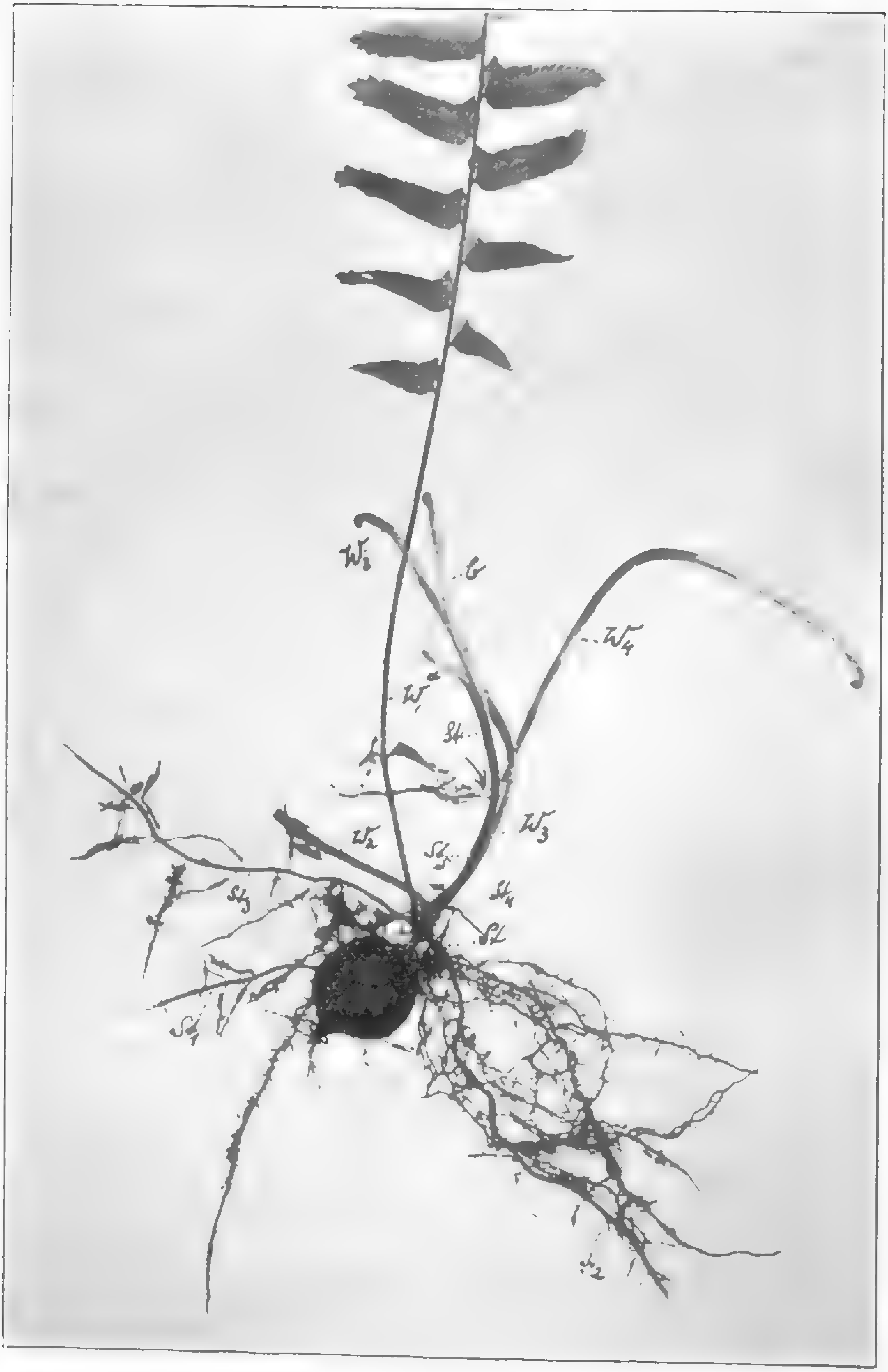
Wir können sagen: Die losgelösten, mit dem Scheitelpol dem Lichte ausgesetzten Knollen schreiten alsbald zur Bildung eines Rhizoms mit gestauchten Internodien. Ist bei ihrer Auslegung ein stoloartiger Antrieb bereits vorhanden, so entwickelt sich derselbe wenig, wird selbst gestaucht und nur einige Millimeter lang; fehlt zur Zeit der Auslegung ein solcher Austrieb, so geht der Vegetationspunkt sozusagen sofort in die Bildung eines beblätterten Rhizoms über. (An den Knollen der N. tuberosa var. philippinensis mehrfach beobachtet).

## Künstliche Überführung eines Rhizoms in einen Ausläufer.

Die zweite der in der eben besprochenen Kultur am Lichte aus der regenerierenden Knolle erwachsenen Pflanzen wurde am 12. Juli 1906 (von gleicher Entwicklungsweite wie jene in Fig. 7, Taf. II) etwa 5 bis 6 cm hoch mit Erde überdeckt, so daß nur der entfaltete Wedel über dieselbe hervorsah, der zweite in Entfaltung begriffene aber wie der Vegetationspunkt unter die Erde zu liegen kamen. Die beabsichtigte Fragestellung wird aus der Kapitelüberschrift ohne weiteres erhellen. Ich wende mich gleich an die Besprechung des Resultates, das die am 3. September 1906 aus der Erde vorsichtig hervorgeholte Pflanze darbot und die in der Textfigur vorliegt. Auf das kurze, etwa 4 mm lange stolonenartige Stück $St$ des ersten Austriebes, dem schon die dünnen, weit ausgreifenden Seitenausläufer $St_1$, $St_2$ und $St_3$ entsprossen, folgte sofort die Anlage des Rhizoms, indem unter Stauchung der Internodien die Wedel $W_1$ (der entfaltete), $W_2$ (war zur Zeit der Bedeckung mit Erde in Entfaltung begriffen, hat sich unter der Erde weiter ausgebildet, aber die Oberfläche nicht zu erreichen vermocht)[1]) und $W_3$ zur Anlage kamen. $W_3$ war zur Zeit der Bedeckung offenbar nur als ganz junge Anlage vorhanden. Die Verschüttung des Vegetationspunktes hatte nun zur Folge, daß derselbe wieder zur ausläuferartigen Weiterbildung der Achse zurückkehrte. Über dem Wedel $W_3$ haben wir ein etwa 2 cm langes Internodium der Hauptachse mit zwei kräftigen, aber noch kurzen Seitenstolonen ($St_4$ und $St_5$), worauf der Wedel $W_4$ entspringt. Der Abgangsort desselben fällt genau zusammen mit jenem

---

1) Dieser Wedel ist abgebrochen, in der Abbildung nur das unterste Fiedernpaar sichtbar.


$W_5$
b
$W_4$
$W_1^a$
St
$W_2$
$W_3$
$St_5$
$St_4$
$St_3$
St
$St_1$
$St_2$

einer mit Pfeil bezeichneten Wurzel. Die Hauptachse bildet dann wieder ein gestrecktes Internodium von etwa 1,5 cm Länge, worauf eine neuerliche Gabelung in die Zweige *a* und *b* erfolgt, von denen *a* der Fortsetzung der Hauptachse, des Stolo, entspricht und *b* den fünften Wedel repräsentiert. Die unter der Erde angelegten Wedel zeichnen sich durch die außerordentliche Verlängerung des Stielteiles aus, was besonders hervortritt, wenn man die Stiellänge des am Lichte entstandenen Wedels $W_1$ mit jener von $W_4$ vergleicht. Bei $W_1$ ist allerdings zu beachten, daß ein beträchtlicher Teil der Fiedern, der auch der Bedeckung mit Erde anheimgefallen war, abgefallen und verwest ist, doch sind die Reste gerade der untersten Fiedern noch erhalten und im Bilde sichtbar. (Oberhalb der Kreuzung des Wedelstieles mit der mit Pfeil bezeichneten Wurzel). Vergl. übrigens auch den ausgebildeten Wedel der am Lichte gezogenen Pflanze in Fig. 7, Taf. II. Dieses Etiolement hat ja den klaren Zweck, womöglich doch die Spreite an das Licht zu schieben. Wäre das Experiment weiter fortgesetzt worden, so ist wohl sicher, daß der Vegetationspunkt der Hauptachse, der in Kürze wieder die Oberfläche und das Licht erreicht hätte, damit auch zur Bildung gestauchter Internodien und eines typischen Farnrhizoms zurückgekehrt wäre.

Im ganzen ergibt sich also eine weitgehende Plastizität der Pflanze[1]. Es läßt sich in der Tat ein Rhizom von Nephrolepis durch einfache Verschüttung mit Erde wieder in einen Stolo, der in großen Abständen Blätter bildet und nur ein axiles Gefäßbündel hat, wie es den typischen Stolonen eigentümlich ist, umwandeln. Im übrigen entspricht ein solcher Stolo vollends demjenigen, der bei primärer unterirdischer Auslage der Knollen entsteht, und mit der Blattbildung schon beginnt, ehe er die Oberfläche erreicht hat. (Vergl. Fig. 5, Tafel II und das hierzu pag. 59 im Texte Gesagte)[2]. Noch größer erscheint die erwähnte Plastizität, wenn man bedenkt, daß dieselbe Achse als Stolo beginnt, dann sich zum Speicherorgan der Knolle umwandelt — und nun als Stolo oder Rhizom sich weiterzubilden vermag und beliebig ersterer in ein Rhizom, letzteres wieder in einen Stolo verwandelt werden kann, daß dieselbe Achse also dreierlei Gestalten annehmen kann, von denen zwei wenigstens experimentell beliebig vertauschbar sind.

---

[1] Dafür sprechen auch die Ergebnisse Sperlichs, der gezeigt hat, daß durch einen einfachen Eingriff Bodenstolonen, die funktionell hauptsächlich Wurzelträger sind, in Luftstolonen umgewandelt werden können. Vergl. a. a. O. S. 456.

[2] Denkbar scheint es mir auch, daß die Blattbildung am auswachsenden Stolo ganz oder doch sehr lange unterdrückt werden könnte. Dies wäre vielleicht dann erzielbar, wenn das Auslegen der Knollen tief in die Erde erfolgen würde; das Eintreten der Blattbildung wird möglicherweise durch den stärkeren Sauerstoffgehalt der höheren Bodenschichten ausgelöst und führt dazu, daß nun zunächst die ersten Blätter in gestreckten Internodien einander folgen, während die Achse ihrem Baue nach den stolonenartigen Charakter bewahrt, solange sie nicht an das Licht vorgedrungen ist.

Das was hier durch experimentellen Eingriff gezeigt wurde, Überführung des Rhizoms in einen Stolo, und noch weitergehend, die Rückkehr des Stolo wieder zum Rhizom, hat aber an Nephrolepis schon Lachmann beobachtet. Er schreibt pag. 149 seiner angezogenen Schrift: „Dans certaines conditions difficiles à préciser, la végétation ne poursuit pas son cours normal. Le sommet d'une tige feuillée, tout en continuant de croitre, peut cesser, pendant un certain temps, de produire des feuilles. J'ai observé des tiges dont la partie inférieure stoloniforme (Pl. V, Fig. 9 *s*) était surmontée par une région plus large portant trois ou quatre tronçons des pétioles. Ceux-ci avaient appartenu à des feuilles normalement développées, comme le prouvaient la disposition et le degré de differenciation des faisceaux qui les parcouraient (Pl. V, Fig. 9 *p*). Dans cette région feuillée les faisceau caulinaires formaient un réseau à longues mailles; au-dessus, les éléments de ce réseau se réunissaient de nouveau en un seul cordon axile et la tige reprenait tous les caractères d'un stolon ($S^1$). Un peu plus haut celui-ci se renflait de nouveau pour former un axe épais, à entre-noeuds courts supportant une rosette de feuilles en pleine végétation“.

## Regeneration an oberflächlich, bei Lichtabschluß ausgelegten Knollen.

Bald nach Anstellung der im letzten Abschnitte besprochenen Versuche schritt ich zu den nachfolgend zu beschreibenden, in der Absicht zu erfahren, ob für das Regenerationsprodukt bei Lichtabschluß die Deckung mit Erde irgendwie beeinflussend sei oder nicht. Verwendet wurden dazu Knollen, die einer Pflanze entstammten, welche unter dem Namen N. Zollingeri[1] aus dem Hamburger Garten bezogen worden war. Sie hatte drei Knollen, die zum Experiment tauglich erschienen und die am 26. April, zwei unter einem Dunkelrezipienten, eine dem Lichte frei zugänglich, oberflächlich auf Sphagnum ausgelegt wurden.

---

[1] Im Index Filicum von Christensen findet sich eine N. Zollingeriana de Vries = N. biserrata Schott.

Von der Dunkelkultur notierte ich am 16. Mai das Vorhandensein eines etiolierten Austriebes an der einen Knolle; dieser hat sich dann zum etiolierten Stolo entwickelt, von dem an der Basis drei lange, sehr dünne Wurzeln, bekleidet mit gelbbraunen Trichomen, abgingen. Auf dieser Stufe wurde die Knolle mit ihrem Regenerat am 30. Mai photographiert. (Fig. 5 *b*, Tafel I). Die Weiterentwicklung zeigt nach einer am 23. Juni aufgenommenen Photographie Fig. 6, Tafel I. Die Fig. 5 *b* entsprechende Pflanze ist links, während rechts das Regenerat, ein Stolo von 3 cm Länge, der zweiten Knolle mitphotographiert ist, welches also nun etwa auf gleicher Stufe steht, wie sie Fig. 5 *b* für die erste Knolle zeigte. Das Regenerat dieser zeigt in Fig. 6 im unteren Verlauf am Stolo zwei angelegte, kurz gebliebene Seitenausläufer; gut 1 cm oberhalb schritt derselbe zur Anlage eines Wedels, der im Dunkeln eine außerordentliche Überverlängerung des Stieles erfuhr, während die Vegetationsspitze des Stolo von seiner Basis seitlich links liegt. Die Knickung oben im Wedelstiel entspricht einer heliotropischen Krümmung[1]).

Im ganzen sehen wir, daß das Regenerat wesentlich übereinstimmt mit jenem, das die unter der Erde ausgelegten Knollen geliefert haben. Zum Auswachsen des Vegetationspunktes der Knolle als Stolo ist Deckung mit Erde nicht nötig, es genügt dazu Verdunkelung der Knolle. Und die Anlage von Wedeln erfolgt an solchen Stolonen vom Lichte unabhängig, sowohl bei unter der Erde ausgelegten Knollen als bei oberflächlich im verdunkelten Raume kultivierten. Bei weiterer Kultur der in Fig. 6 dargestellten Pflanzen hätten wir also an stolonenartigen Trieben in entfernten Internodien abgehende Blätter erhalten, und es ist kein Zweifel, daß das Überführen des Vegetationspunktes an das Licht mit der Bildung gestauchter Internodien, d. h. eines typischen Rhizoms beantwortet worden wäre.

Die am Lichte ausgesetzte Knolle der Parallelkultur ist ohne Regenerat eingegangen, was indessen ohne Bedeutung ist, da das Verhalten der Knollen unter dieser Bedingung genugsam bekannt ist.

---

[1]) Ursprünglich hatte ich den Wedel für die Hauptachse angesehen, und hatte am 21. Juni im die Kultur deckenden, geschwärzten Topfe das oben angebrachte zentrale Loch geöffnet, in der Absicht, den vermuteten Stolo herauszulocken und dessen Vegetationspunkt dann in die Bildung gestauchter Internodien, also eines Rhizoms, eintreten zu lassen. So entstand die Krümmung in dem später richtig diagnostizierten Wedelstiel.

## Einfluß der Standorts- und allgemein der Außenbedingungen auf die Knollenbildung.

Es ist kein Zweifel, daß auch die Umwandlung der Stolonen in Knollen[1]) bei denjenigen Nephrolepisarten oder -Rassen, die solche überhaupt bilden, von bestimmten Bedingungen abhängt und, wenn solche erforscht wären, experimentell erzielt werden könnte. Diese Bedingungen herauszuschälen, dürfte aber ein ziemlich schwieriges Stück Arbeit sein. Ich meinesteils wäre vor allem geneigt, günstige Ernährungsbedingungen dafür in Anspruch zu nehmen. Bei guter Beleuchtung und sonst zusagenden Außenverhältnissen würden erklärlicherweise Knollen, die zum wesentlichen jedenfalls als Speicher für einen gegebenen Überschuß an plastischem Material und weiter als vegetative Propagationsorgane dienen, naturgemäß in reicherer Zahl zur Anlage kommen, als bei gegensätzlichen Verhältnissen. Prof. Goebel äußerte in einer gelegentlichen brieflichen Mitteilung die Ansicht, daß seiner Vermutung nach auf die Knollenbildung die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standortes besonderen Einfluß üben. Das ist vielleicht eine Folge dessen, daß Goebel zunächst die Speicherfunktion der Knollen für Wasser im Auge hat, was, wie ausgeführt wurde, für die javanische N. tuberosa, die sich bei den Regenerationsversuchen negativ verhielt, möglicherweise zutrifft.

Ich habe Versuche eingeleitet, die den Einfluß des trockeneren oder feuchteren Standortes zu zeigen bestimmt sind. Natürlich ist zu solchen Versuchen unbedingt notwendig, daß die verglichenen Pflanzen derselben Art oder Rasse angehören. Ich wählte dazu Pflanzen, die aus den Knollen derselben Mutterpflanze erzogen wurden und stellte sie in vier verschiedenen Abteilungen der Gewächshäuser auf, die einen sukzessiven Übergang von feuchter Atmosphäre zu immer trocknerer bilden. Von den noch jungen Pflanzen ist aber kaum vor Jahresfrist eine Antwort auf die gestellte Frage zu erwarten. Auch weist die Auswahl gleich starker und kräftiger Pflanzen große Schwierigkeiten auf und werden die Resultate deshalb eine recht kritische Betrachtung erfahren müssen oder ganz besonders klare oder sprechende sein müssen.

---

[1]) Diese Umwandlung erfahren in der Regel Seitenstolonen, die meist sehr bald in die Knollenbildung eingehen, daher die Knollen kurz gestielt erscheinen Vergl. die Figuren 1, 3 *a*, *c* und *d*, Taf. I und Fig. 1 und 3 Taf. II, sowie das von Velenovský, a. a. O. p. 232 gegebene Habitusbild. — Nur in einem Falle beobachtete ich, daß ein längerer, mehrere Zentimeter langer Ausläufer an der Spitze in eine Knolle überging.

## Welche Nephrolepisarten oder -Rassen bilden Knollen? Knollenbildung und Fertilität der Wedel. Charakteristische Knollengestaltung.

Christ führt in seinem Werke „Die Farnkräuter der Erde“ [1]) nur Nephrolepis cordifolia (L.) Presl. = N. tuberosa (Bory, Willd.) Presl. als knollentragend an, und desgleichen wird von Raciborski in den „Pteridophyten von Buitenzorg“ [2]) nur für N. tuberosa Presl. = N. cordifolia Presl. (Hook. und Bak.) Knollenbildung erwähnt. In der „Synopsis Filicum“ [3]) von W. J. Hooker und J. G. Baker wird aber sogar für diese Art N. cordifolia Presl. = N. tuberosa HK. Sp. = N. pectinata Schott eigens der Vermerk beigesetzt „no tubers“, wonach keiner Nephrolepis Knollen zukämen. Anders lautet eine Angabe Lachmanns. Er schreibt Knollenbildung mehreren Arten zu (a. a. O., pag. 155) und führt pag. 150 als solche mit Namen an: „Nephrolepis tuberosa, exaltata, Pluma“ [4]).

Aus meinen Untersuchungen geht zunächst hervor, daß außer N. cordifolia Presl. = N. tuberosa Presl. sicher auch noch die N. hirsutula Presl. (apud Raciborski) Knollen trägt. Im übrigen bin ich zur Überzeugung gelangt, daß unter den Namen N. cordifolia Presl. und N. tuberosa zum mindesten mehrere Rassen, wenn nicht Arten zusammengeworfen werden, die ja allerdings morphologisch sehr nahe stehen dürften und gewiß schwer zu unterscheiden sind, die aber vielleicht durch genaueres Studium ihrer physiologischen Qualitäten sich abgrenzen werden lassen.

So zweifle ich nicht, daß unter dem Namen Nephrolepis cordifolia Presl. = N. tuberosa Presl. zwei verschiedene Rassen sich in Kultur befinden, von denen eine durch reichliche Knollenbildung ausgezeichnet ist, während diese der anderen vollständig fehlt. Es wird sich wohl auch die Bemerkung „no tubers“, welche Hooker und Baker der Diagnose der N. cordifolia beigeben, so erklären.

Schon Sperlich erwähnt in seinen Untersuchungen, daß unser Garten aus Hamburg eine „Nephrolepis tuberosa Presl.“ erhielt, die sich durch den Mangel der Knollenbildung auszeichnet und die von Dr. H. Christ, dem sie zur gütigen Prüfung übersandt worden war,

---

1) Jena 1897.

2) Leiden 1898.

3) London 1874.

4) Zu N. exaltata (Forster, Schott) zieht Christ N. hirsutula Presl. Nach Raciborski sind N. exaltata Schott und N. hirsutula verschiedene Arten. N. Pluma Moore wird von Christensen als gleich N. cordifolia var. angegeben.

auch als N. cordifolia (L.) Presl. = N. tuberosa (Bory Willd.) Presl. anerkannt und als mit keiner anderen Art diagnostizierbar erklärt wurde[1]).

Und doch läßt mich die mehr als zweijährige Beobachtung und Kultur der Pflanze mit Sicherheit sagen, daß es sich bei dieser N. cordifolia mindestens um eine biologisch scharf gesonderte Rasse handle. Die Pflanze ist durch extreme Neigung zur Stolonenbildung, die über meterweit ausgreifen, ferner durch reichliche Bildung fertiler Wedel, wie ebenso durch die vollständig fehlende Knollenbildung ausgezeichnet. Sie wuchs in unserem Gewächshause sozusagen wuchernd und einen Wald von Büschen bildend; nie aber war eine Spur von Knollenbildung an ihr zu entdecken. Ihren Bestand reduzierend habe ich erst kürzlich eine große Zahl dieser Pflanzen geprüft — aber keine Knollen gefunden. Dabei ist zu bemerken, daß die Pflanze im gleichen Gewächshause und unter gleichen Bedingungen kultiviert wurde, unter denen die übrigen Nephrolepis-Arten oder -Rassen willig ihre Knollen gebildet haben. Das wird wohl dazu berechtigen vorzuschlagen: von Nephrolepis cordifolia Presl. zwei Subspezies zu unterscheiden und mit den Namen N. cordifolia Presl. a, tuberosa, und N. cordifolia, b, etuberosa zu unterscheiden. Die Klärung des Ursprungsortes dieser wird wohl Schwierigkeiten bereiten und muß der Zukunft anheimgestellt bleiben.

Ob die eine Subspezies, N. cordifolia Presl. tuberosa sich vielleicht durch Sterilität ihrer Wedel von der anderen „etuberosa“ unterscheidet, wage ich nicht zu entscheiden. Allerdings haben die nun im zweiten Jahre stehenden Deszendenten der aus Messina bezogenen Knollen einer „N. cordifolia Bak. var. tuberosa Bak.“, obwohl sie schon für ihre Stärke reichlich Knollen getragen haben, noch keine fertilen Wedel gebildet.

Keinesfalls schließen sich aber allgemein Knollenbildung und Produktion fertiler Wedel aus. Das zeigt N. hirsutula Presl. und ebenso die unter dem Namen „N. tuberosa, var. philippinensis“ aus Prag erhaltene Pflanze; beide bilden Knollen und reichlich fertile

---

[1]) Bei einer zweiten Revision, bei der ihm die Pflanze neuerdings vorlag, bemerkt Christ, daß sie mit einer in seinem Herbare befindlichen N. rufescens Prsl. von den Philippinen (l. Loher & Copeland) übereinstimme. Der „Index Filicum“ Christensens nennt aber nur eine N. rufescens Wawra = N. hirsutula. Letzterer, die, wie nachgewiesen wurde, Knollen bildet, entspricht diese Pflanze aber absolut nicht. Christ stellt N. rufescens Presl. als N. acuta (Schkur) Presl. = N. biserrata Schott nahestehend hin.

Wedel[1]). In dieser letzteren Pflanze liegt, wie ich meine, wieder eine andere knollenbildende Art oder Rasse vor. Der „Index Filicum“ Christensens nennt keine Pflanze dieses Namens. Hingegen finde ich in der Abhandlung Lachmanns eine N. Pluma Moore, philippinensis erwähnt. Mit dieser Pflanze dürfte die Prager identisch sein. N. Pluma Moore ist bei Christensen gleichgestellt N. cordifolia var. Abweichende Merkmale derselben von der typischen N. cordifolia scheinen damit mehr oder minder anerkannt. Ich finde in der Tat, daß diese Pflanze durch kürzere, duftigere Wedel mit schmäleren Fiedern von der anderen N. cordifolia abweicht; überdies erwähnte ich schon pag. 50 und 52 die unregelmäßige Gestalt der Knollen, deren Oberfläche vielfach grubigfaltig ist, ferner die, wie es scheint, auf bestimmte Zeitperioden eingeschränkte Knollenbildung (pag. 52)[2]).

Allerdings hat Christ, der die Wedel der Pflanze zur Ansicht erhielt, dieselben als „sehr typische N. cordifolia“ bezeichnet, doch muß ich auf Grund der angeführten Merkmale die Pflanze als verschieden von dem Großteil der Pflanzen, die als N. cordifolia in den Gärten existieren, erklären. Brieflich äußert ja auch Christ die Ansicht, daß in der Systematik und Synonymik der Gattung Nephrolepis ein „Chaos“ herrsche und zu dieser Ansicht führten auch mich meine Untersuchungen. Und war es Zweck dieser Zeilen, darauf aufmerksam zu machen und darauf hinzuweisen, daß die morphologisch zum Teil so gering gekennzeichneten Arten vielleicht erst durch genaue Beobachtung in der Kultur und unter Berücksichtigung ihres biologischen Verhaltens von einander geschieden werden können.

In morphologischer Beziehung scheint mir bei den knollenbildenden auch die Gestaltung der Knollen und ihr Verhalten eventuell ein Charakteristikum abzugeben. Abgesehen von verkümmerten Knollen, die sich unter Umständen bei jeder Art finden werden, scheinen doch die normal und kräftig entwickelten je nach den Arten eine mehr oder minder spezifische Ausbildung zu zeigen. Ich erwähnte die Eigentümlichkeiten, welche die Knollen von N. hirsutula Presl. und der N. Pluma Moore, philippinensis auszeichnen. Unter der N. cordifolia-N. tuberosa sind ferner sehr wahrscheinlich noch zwei Arten oder Rassen verborgen, bei deren einer die Regeneration aus den Knollen sehr willig erfolgt, und bei der die Knollen, dem Lichte ausgesetzt, merklich ergrünen, während bei der anderen (die javanische N. cordifolia) die Regeneration selten zu erfolgen scheint, Ergrünen am Lichte nicht bemerkbar wird und wahrscheinlich die Funktion der Knollen, als Wasserspeicher zu dienen, die Oberhand gewonnen hat.

---

[1]) Eine Prüfung der Qualität der Sporen und ihrer Keimfähigkeit steht allerdings aus.

[2]) Ob auch das Vorhandensein mehrerer Vegetationspunkte an den Knollen etwas für sie Kennzeichnendes ist, kann ich vorläufig nicht entscheiden, da Versuche mit dekapitierten Knollen bei keiner anderen Art vorgenommen wurden.

Bei dem großen Verbreitungsgebiet, das N. cordifolia (L.) Presl.-N. tuberosa (Bory Willd) Presl. zugeschrieben wird, — Christ sagt: „Verbreitet als Baumepiphyt, aber auch als Erdfarn von Nord-Indien und Japan bis Australien und Neu-Seeland, im tropischen Ost- und West-Afrika und wieder im ganzen tropischen Amerika“ — wird es verständlich erscheinen, daß sich durch Anpassung an die in diesen Gebieten herrschenden, sehr wechselnden und weit verschiedenen Bedingungen abweichende Rassen oder Arten aus der Stammart gebildet haben können, die vielleicht unter weitgehender Wahrung ihrer ähnlichen und schwer zu kennzeichnenden morphologischen Ausgestaltung sich doch durch physiologisch verschiedenes Verhalten unterscheiden und unterscheiden lassen. Es wäre daher zur Klärung des Sachverhaltes recht erwünscht, das Verhalten der N. cordifolia an ihren natürlichen, soweit von einander entlegenen heimatlichen Standorten zu beobachten oder Pflanzen sicherer Provenienz und verschiedener Heimat wenigstens bei Gewächshauskultur zu beobachten und zu vergleichen.

Knollen trugen außer den bisher besprochenen Arten noch Pflanzen, die unter den Namen N. Zollingeriana de Vriese von Hamburg, und als N. pectinata Schott aus Graz erhalten worden waren. Wedel dieser Pflanzen wurden Herrn Dr. Christ vorgelegt, der sie freundlichst einer Revision unterzog. N. Zollingeriana wäre nach Christensen synonym mit N. biserrata Schott. Dr. Christ verneint die Zugehörigkeit der vorgelegten Probe zu letzterer Art, entscheidet sich aber für N. hirsutula Presl., deren Knollenbildung durch diese Mitteilung ja schon festgestellt ist. Ebenso vermochte Dr. Christ die Grazer Pflanze nicht als N. pectinata anzuerkennen, sondern nur als N. cordifolia Presl.

Zusammenfassend läßt sich das in diesem Abschnitte Gesagte folgendermaßen geben.

1. Knollenbildung kommt bei N. cordifolia Presl. = N. tuberosa Presl. und bei N. hirsutula Presl. vor.

2. Unter der Bezeichnung N. cordifolia Presl. = N. tuberosa Presl. scheinen mehrere verschiedene Rassen oder Arten znsammengeworfen zu werden, die morphologisch, insbesondere solange nur die Gestaltung der Wedel berücksichtigt wird, schwer zu unterscheiden sind, die aber durch biologisches Verhalten sich kennzeichnen.

3. Es kann eine N. cordifolia Subspezies a, tuberosa und eine nicht knollenbildende N. cordifolia Subspezies b, etuberosa unterschieden werden.

4. Durch Eigentümlichkeiten zeichnet sich ferner die als N. Pluma Moore philippinensis[1]) bezeichnete, knollenbildende Art oder Rasse aus; auch Christensen führt N. Pluma Moore als Varietät der N. cordifolia an[1]).

5. In Frage steht, ob nicht die javanische N. cordifolia ebenfalls eine eigene Rasse darstellt, deren Knollen vielleicht nur ausnahmsweise der Vermehrung, dafür aber in erster Linie der Wasserspeicherung dienen.

6. Bei der riesigen Verbreitung, die der N. cordifolia zugeschrieben wird — über alle Weltteile — und bei den zum Teil stark abweichenden Lebensbedingungen auf diesen weit voneinander getrennten Wohngebieten wäre es nicht zu verwundern, daß die Stammart sich in verschiedene Rassen oder Arten gespalten hätte.

7. Die Knollenbildung schließt die Fertilität der Wedel nicht aus. N. hirsutula und N. Pluma Moore, philippinensis bilden reichlich Sporen. Ob dies allgemein gilt (so für N. cordifolia Presl. subsp. tuberosa) ist noch nicht entschieden, so wie auch die Sporen bei den knollenbildenden auf ihre Keimfähigkeit erst zu prüfen sind.

8. Die Ausgestaltung der Knollen scheint bei den einzelnen Arten eine charakteristische zu sein und wird deshalb bei der systematischen Unterscheidung ebenfalls Verwendung finden können.

## Zusammenfassung der Ergebnisse.

Eine solche liegt für den letzten Abschnitt bereits in den vorstehenden Sätzen vor. Die übrigen Hauptergebnisse seien nachstehend angeführt.

1. Die Knollen von N. cordifolia Presl. Subsp. a tuberosa, von N. hirsutula Presl. und N. Pluma Moore, philippinensis sind zur Regene-

---

[1]) Wie schon erwähnt, findet sich die Bezeichnung „philippinensis“ bei Christensen für keine Nephrolepisart angegeben. In den Samenverzeichnissen der botanischen Gärten kehrt aber die Bezeichnung öfters wieder. In einem Lyoner Katalog findet sich N. philippinensis Moore als selbständige Art angeführt, in einem Kataloge von Palermo als „N. Philippinensis Hort.“ zu N. exaltata gezogen, in einem Kataloge von Pavia als N. Philippinensis Hort. zu cordifolia Presl. gerechnet.

Die Pflanze — unter allen diesen Bezeichnungen vermute ich die gleiche — scheint von den Philippinen zu stammen und dürfte doch durch besondere Eigentümlichkeiten schon aufgefallen sein, und so zu ihrer sie sondernden Bezeichnung Anlaß gegeben haben.

ration von Pflanzen sehr geneigt und dienen jedenfalls in hohem Maße der vegetativen Vermehrung.

2. Regeneration gelang nicht mit den Knollen der aus Java mitgebrachten N. cordifolia und mit einzelnen aus botanischen Gärten erhaltenen Knollen, die mit den javanischen darin übereinstimmten, daß sie durch eine besonders bleiche Färbung, die auch bei Lichtexposition nicht durch Ergrünung verändert wurde, übereinstimmten.

3. Die Regeneration erfolgt sowohl am Lichte als im Dunkeln, sowohl an unter der Erde als ober derselben befindlichen Knollen.

4. Die Abtrennung der Knollen von der Mutterpflanze ist im allgemeinen als ein die Regeneration auslösendes Moment aufzufassen, doch geht sie auch an mit der Mutterpflanze in Verbindung belassenen Knollen vor sich, nur liegen die Bedingungen, die in dem Falle zur Regeneration führen, nicht so klar vor.

5. Zur Regeneration sind sowohl alte ausgewachsene Knollen befähigt als auch jüngere nicht ausgewachsene, die erst die halbe Größe der normal ihnen zukommenden erreicht haben. Die Regeneration tritt aber bei letzteren verzögert ein.

6. Auch bei ausgewachsenen Knollen findet Regeneration nicht seitens aller statt. Worin dies seine Ursache hat, ob eine Läsion des apikalen Vegetationspunktes etwa darüber entscheidet, ist nicht aufgeklärt, denn

7. allgemein trifft letzteres jedenfalls nicht zu. Bei N. Pluma Moore, philippinensis regenerierten auch die Knollen mit abgeschnittenem Scheitelpol.

8. Bei dieser Art wurde auch Regeneration zweier Pflanzen aus einer Knolle beobachtet und zwar sowohl an einer Knolle mit abgetragenem Scheitel, als an einer, wo der Scheitel intakt belassen worden war.

9. Bei Dekapitierung des Scheitelpols trat die Regeneration nie auf der Schnittfläche auf, sondern aus Punkten der intakten Knollenoberfläche. Wahrscheinlich handelt es sich um schlafende Augen, wie solche an den Stolonen der Nephrolepisarten in großer Zahl vorhanden sind, und nicht um neu angelegte Vegetationspunkte. Ob schlafende Augen an den Knollen anderer Arten auch vorkommen, ist nicht sicher, da Material zu Dekapitationsversuchen mit diesen fehlte.

10. Das normale Regenerationsprodukt der Knollen ist die Ausbildung eines Ausläufers. An im Zusammenhange mit der Mutterpflanze belassenen Knollen wird ein solcher stets gebildet, solange die Knollen unterirdisch und nicht dem Lichte ausgesetzt sind.

11. Diese Ausläufer, mit einfachem axilen Leitstrang, beginnen schon vor Erreichung der Bodenoberfläche mit der Blattbildung. Die Blätter sitzen an den Stolonen einzeln, die Internodien erscheinen sehr gestreckt. Ist die Oberfläche erreicht, so wird offenbar die Blattbildung mit gestauchten Internodien weitergeführt, es wird ein Rhizom mit dem typischen Bündelrohr gebildet.

12. Von der Mutterpflanze getrennt ausgelegte Knollen bilden bei Lichtentzug, sowohl in die Erde versenkt, als auch an der Oberfläche derselben ausgelegt, stets einen Stolo; auch hier beginnt an diesem die Blattbildung in der Weise, daß der Stolonencharakter beibehalten wird und die Blätter in weiten Abständen einander folgen.

13. Dem Lichte ausgesetzte Knollen erzeugen hingegen entweder gleich ein Rhizom mit typischem Gefäßbündelring, indem die Blätter gestaucht einander folgen, oder, falls die Knollen zur Zeit der Auslegung einen kurzen, stolonenartigen Antrieb schon besaßen, wird derselbe gestaucht, nur einige Millimeter lang und erfolgt dann unmittelbar die Anlage des Rhizoms.

14. Die unter Einwirkung des Lichtes seitens der Knolle begonnene Rhizombildung kann durch Versenkung der Knolle in die Erde wieder aufgehoben werden; die Achse setzt ihr Wachstum dann als Stolo, der seine Blätter in gestreckten Internodien bildet, fort.

15. Die Nephrolepis-Stolonen zeigen so eine große Plastizität. Gewisse Stolonen entwickeln sich zum Reservestoffbehälter, zur Knolle, und diese kann dann austreibend wieder zum Stolo werden, oder unmittelbar ein Rhizom bilden. Dieselbe Achse kann also in dreierlei Gestalt auftreten und durch Änderung der Verhältnisse liegt es immer in unserer Macht, das Rhizom in einen Ausläufer mit einzelnen, in weiten Abständen folgenden Blättern und diesen wieder in ein Rhizom überzuführen.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität, im Oktober 1906.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel I.

Fig. 1. Stück des Rhizoms einer epiphytischen Nephrolepis tuberosa aus Java. (Nach einem Alkoholpräparat.) An einem der Ausläufer ein Seitenast zur Knolle umgebildet. Die Knolle eingehüllt in einen Pelz von Spreuhaaren. Nat. Gr.

Fig. 2 *a*. Eine Knolle der gleichen Provenienz, aber lebend. Sie hat nach dem Auslegen auf Sphagnum ihren Spreuschuppenbelag bald abgeworfen und ist erst nach mehr als zwei Jahren seit dem Auslegen photographiert worden. Die ursprüngliche Frische besaß die Knolle nicht mehr. Nat. Größe.

Fig. 2 *b*. Eine unter der Bezeichnung N. tuberosa aus dem Grazer botan. Garten erhaltene Knolle. Nat. Größe.

Fig. 3 (*a*, *b*, *c*, *d*). Knollen einer Nephrolepis, welche unter der Bezeichnung N. tuberosa, var. philippinensis aus dem Garten der D. Universität Prag bezogen wurden (vergl. darüber im Texte pag. 69). Die Knollen zeichnen sich durch unregelmäßige Gestalt, runzelige Oberfläche und häufig schwer zu bestimmende Lage des apikalen Vegetationspunktes aus. 3 *a* eine Knolle mit dekapitiertem Scheitelpol, daher die Abflachung an der der Insertion gegenüberliegenden Seite. *st* = Stück des Ausläufers, dessen Seitensproß die Knolle bildete. 3 (*b*—*d* Nicht dekapitierte Knollen, die bereits zur Regeneration einer Pflanze geschritten sind (bei Betrachtung mit einer Lupe deutlicher zu sehen). Von der Oberfläche der Knollen gehen meist mehrere Wurzeln ab. (Verkleinert im Verhältnis 8 : 10.)

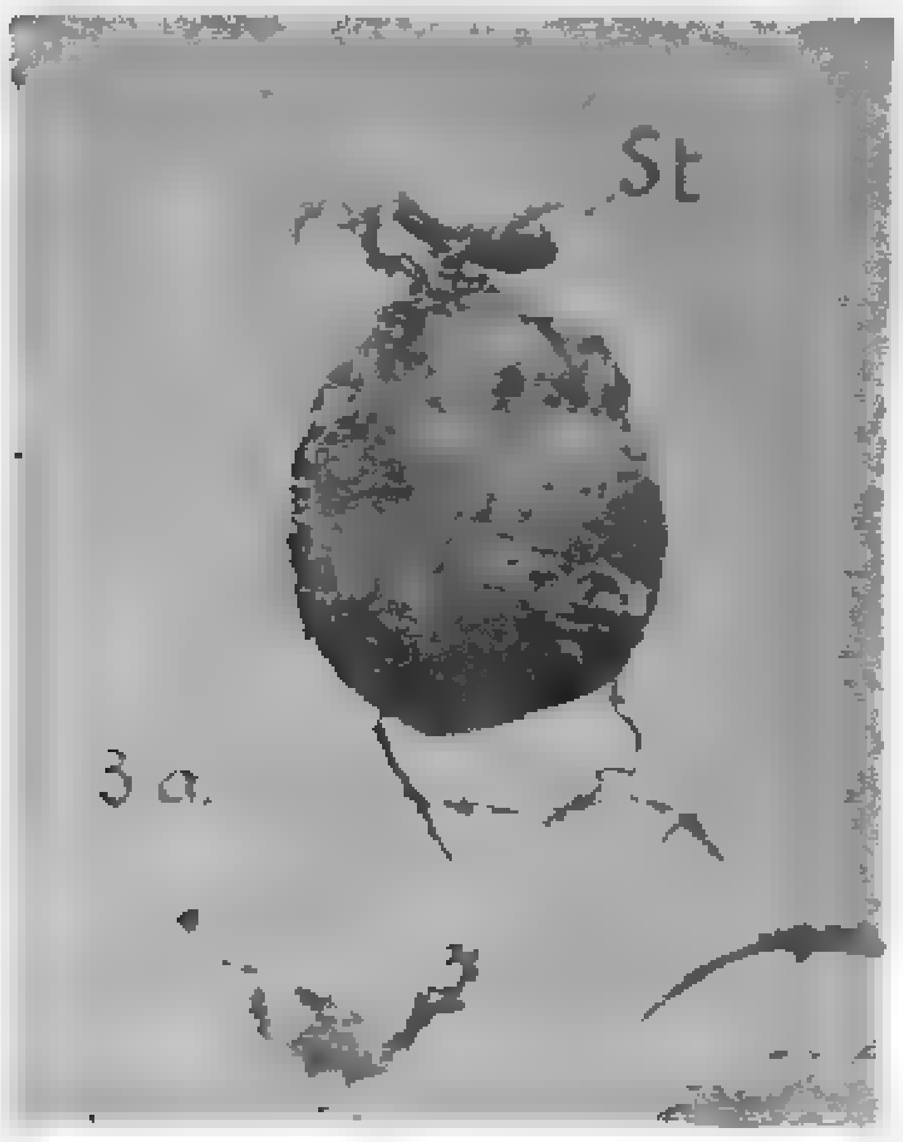
Fig. 4. Knolle gleicher Provenienz, wie die in den Figuren 3 (*a*—*d*) dargestellten. Ihr Scheitelpol war entfernt worden; sie regeneriert aber seitlich zwei Pflanzen, deren eine schon einen entfalteten Wedel besitzt, während die zweite, mit Pfeil bezeichnete, noch stark zurücksteht. Nat. Größe.

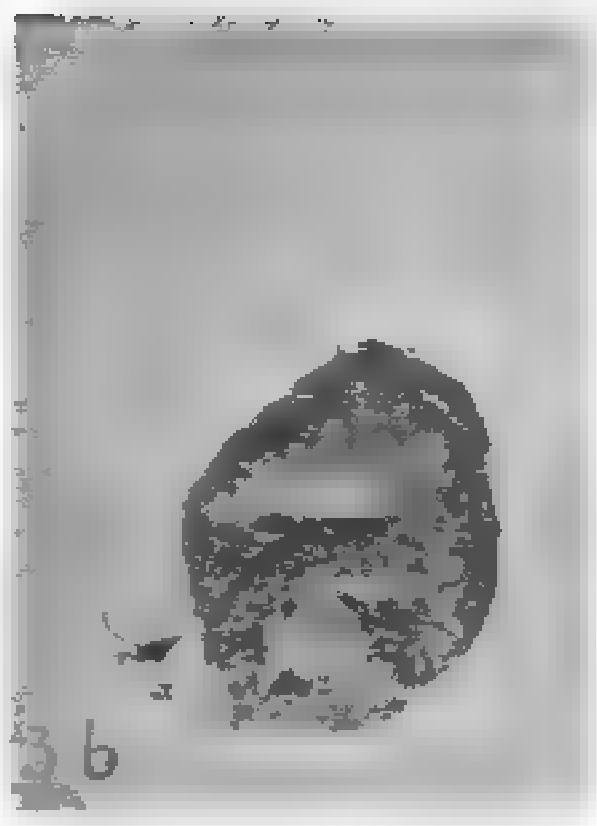
Fig. 5. Knollen von N. cordifolia Bak. var. tuberosa (Bezeichnung durch den botan. Garten zu Messina) mit austreibenden Pflanzen. 5 *a* am Lichte auf Sphagnum gezogen. Der austreibende Vegetationspunkt geht gleich zur Blattbildung über. Der erste, in Entfaltung begriffene Wedel nach aufwärts gerichtet. 5 *b* Austrieb einer oberirdisch, aber verdunkelt ausgelegten Knolle. Es ist ein Stolo, von dessen Basis drei Wurzeln abgehen; an der einen haften zahlreiche Torfmoospartikelchen. Nat. Größe.

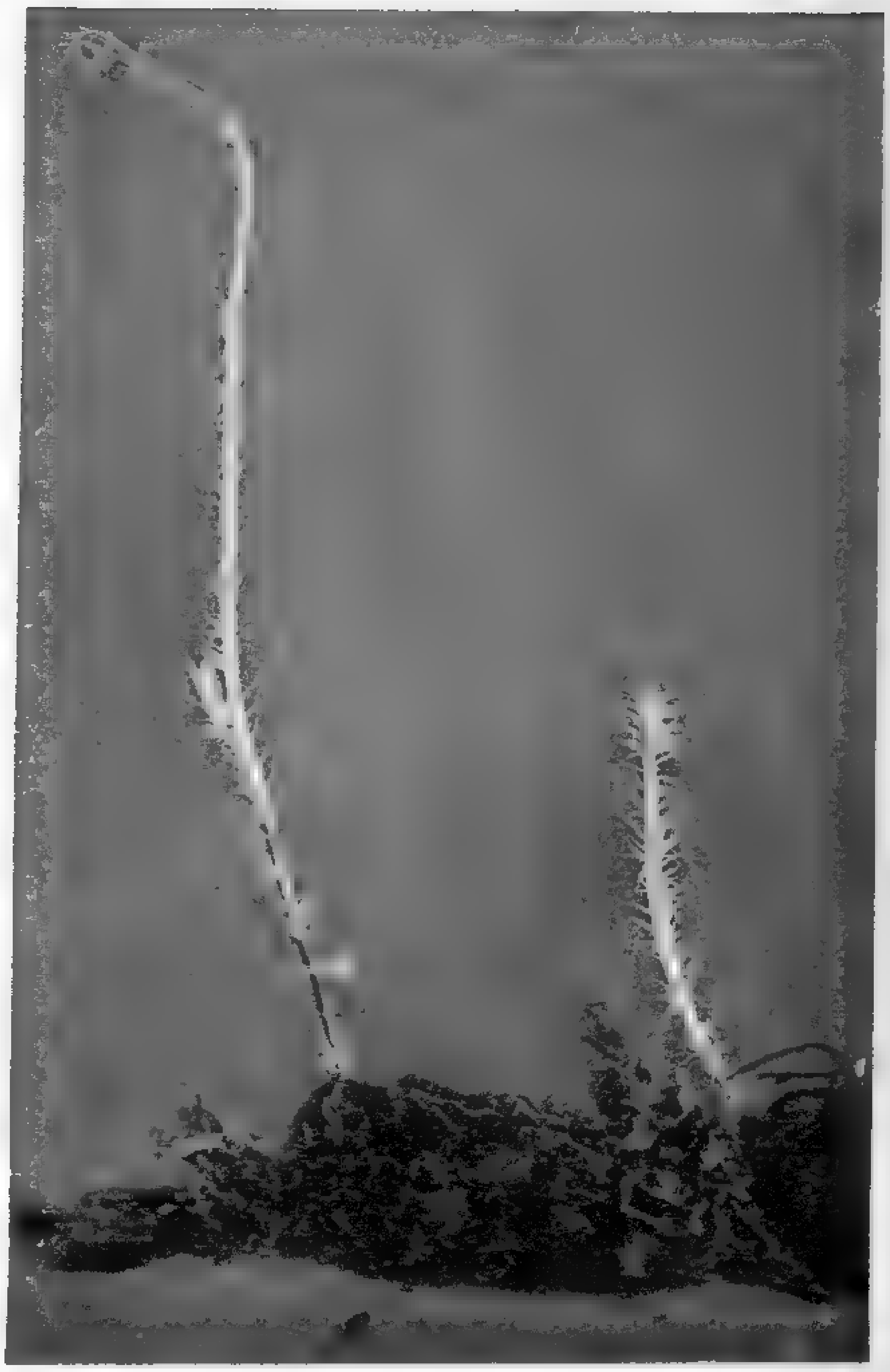
Fig. 6. Knollen derselben Provenienz wie in Fig. 5. Links dieselbe Knolle wie in Fig. 5 *b*; der Stolo hat einen im Spreitenteil noch unentfalteten Wedel mit sehr überverlängertem Stiel gebildet und wächst als Stolo weiter (der scheinbare Seitenzweig, da sich der Wedelstiel in der Verlängerung des ersten Stolonenstückes eingestellt hat). Unterhalb der Wedelinsertion sind angelegte Seitenstolonen sichtbar. Die Knolle rechts, gleichzeitig und unter denselben Bedingungen kultiviert, hat einen Stolo getrieben, der ungefähr auf der Stufe der Fig. 5 *b* steht. Nat. Größe.

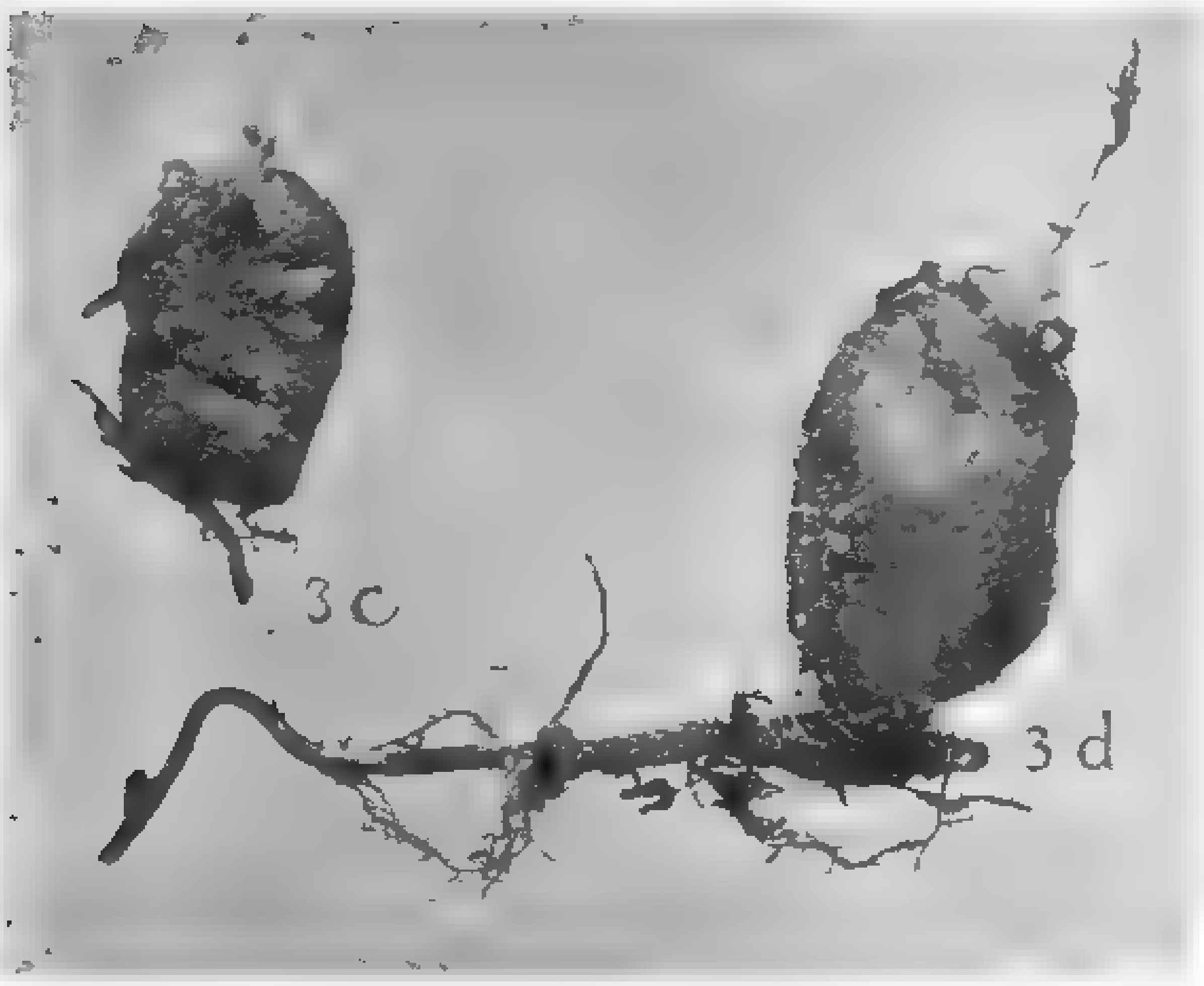
## Tafel II.

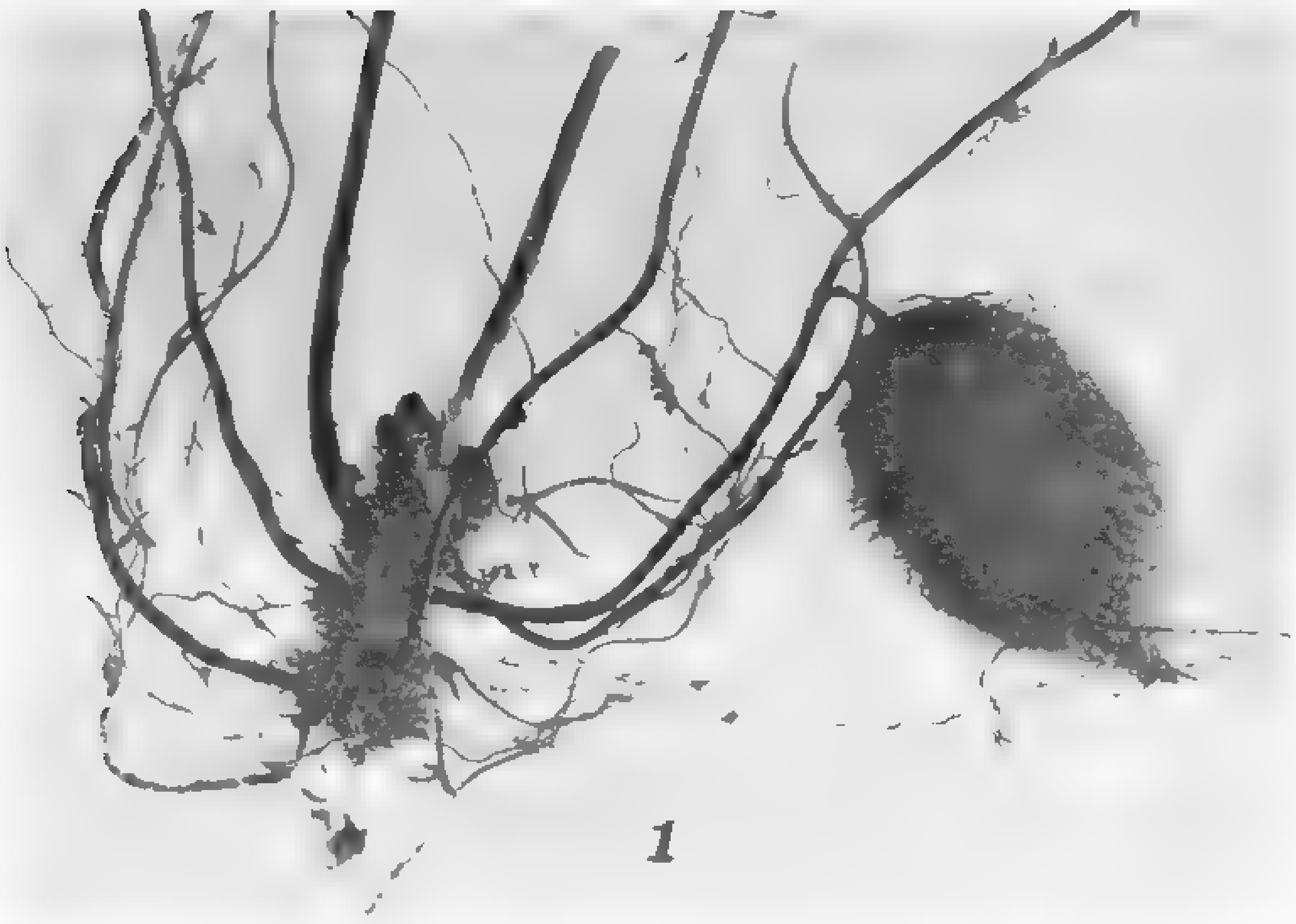
Fig. 1. Stück eines Stolo mit ansitzender, bereits austreibender Knolle von N. hirsutula Presl. Es ist bei der Aufnahme auf die Knolle eingestellt worden, um die anscheinend charakteristische, birnförmige Gestalt zur Anschauung zu bringen. Der in Entfaltung begriffene Wedel erscheint deshalb verschwommen. Nat. Größe.

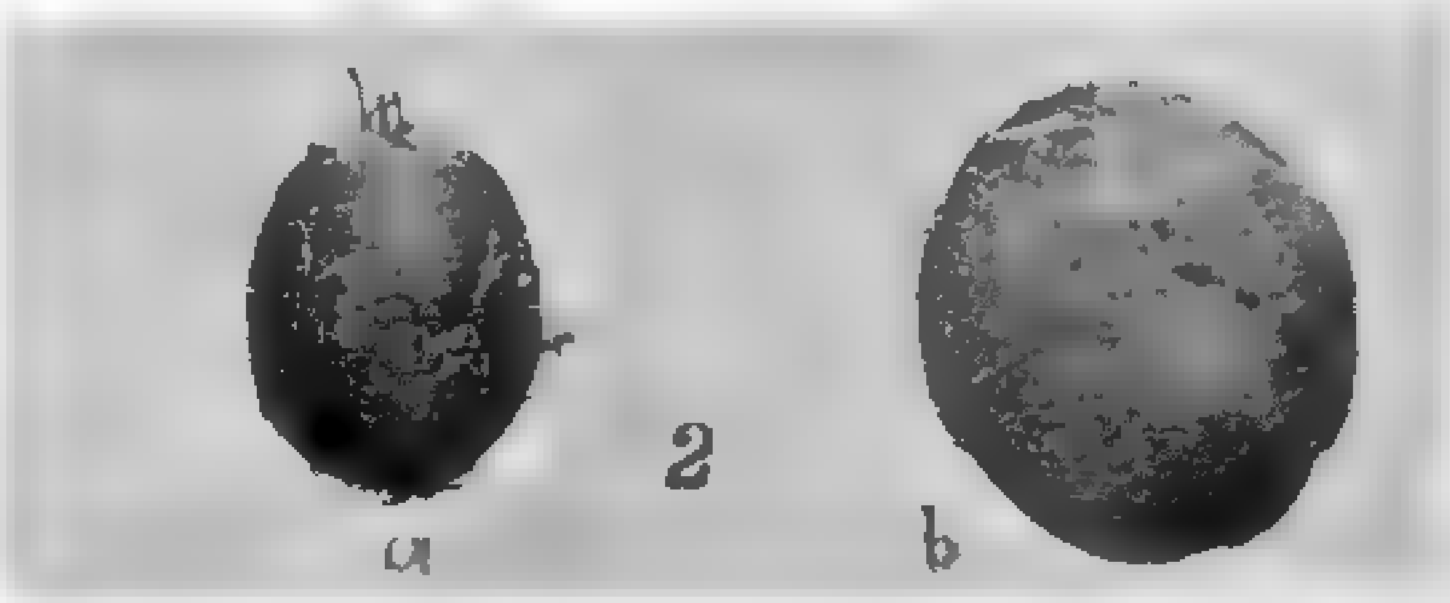


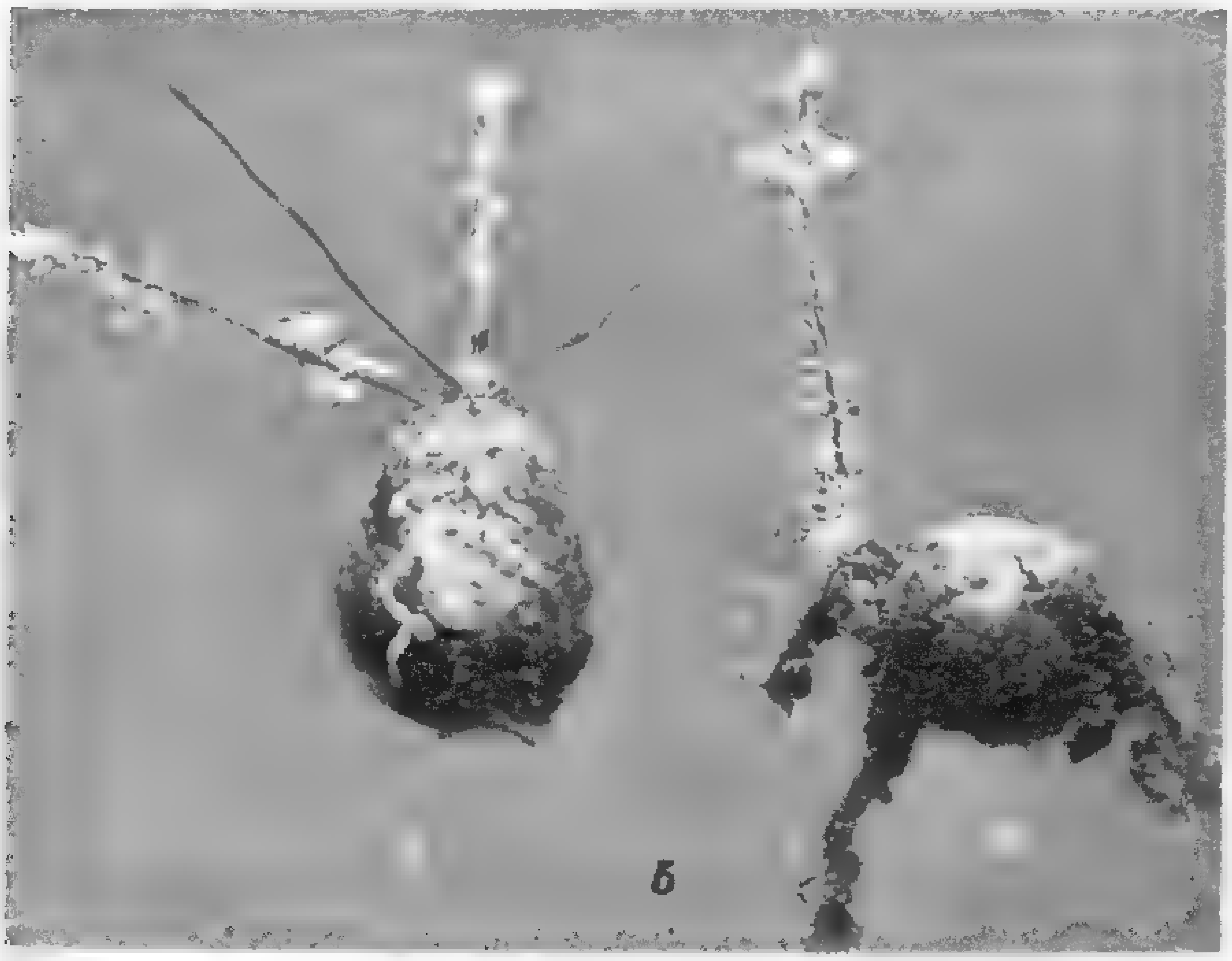


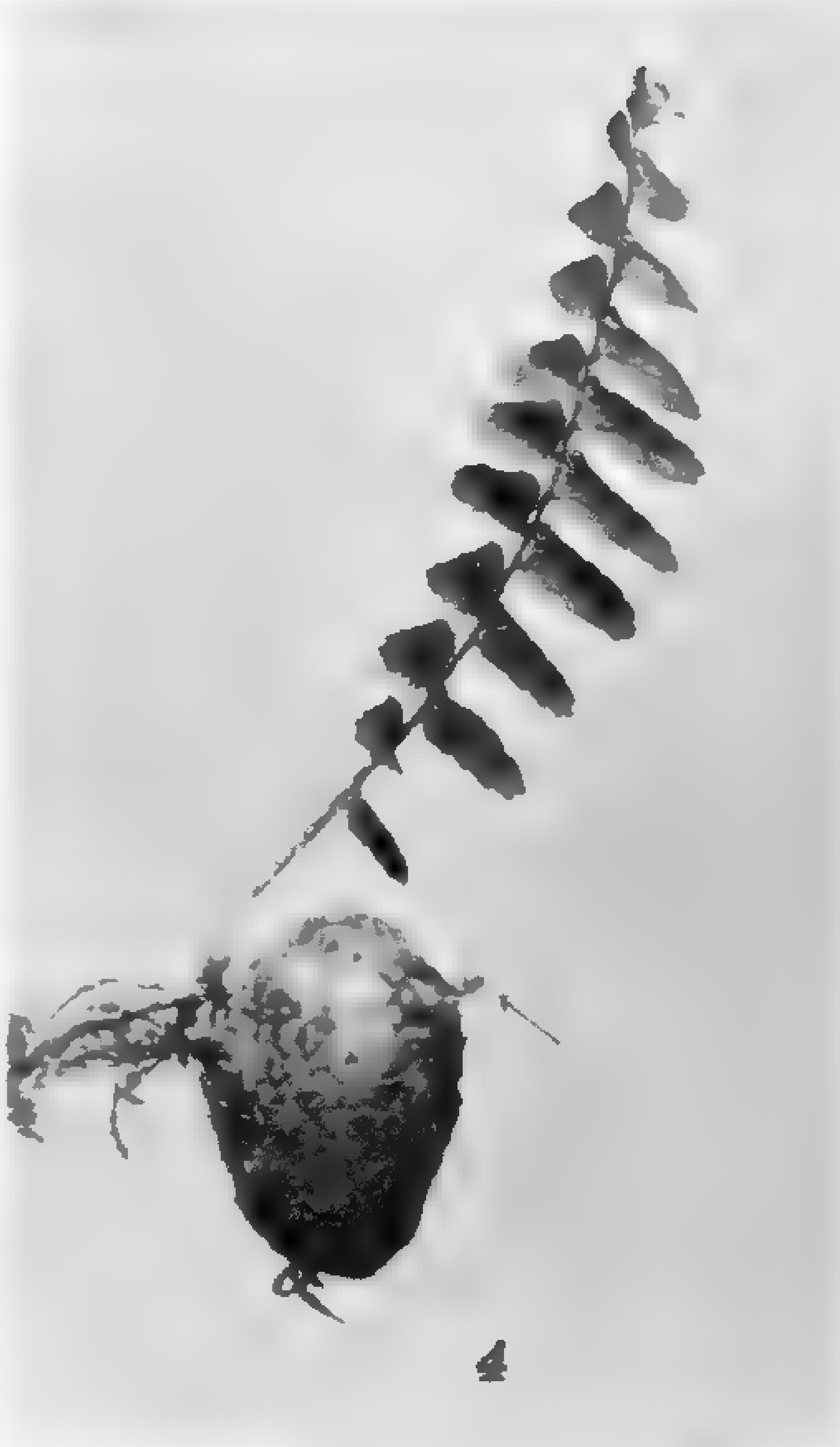






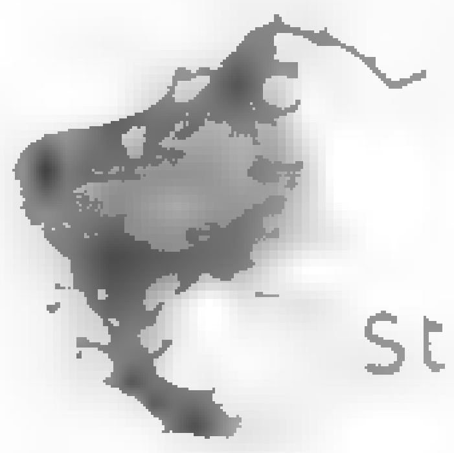




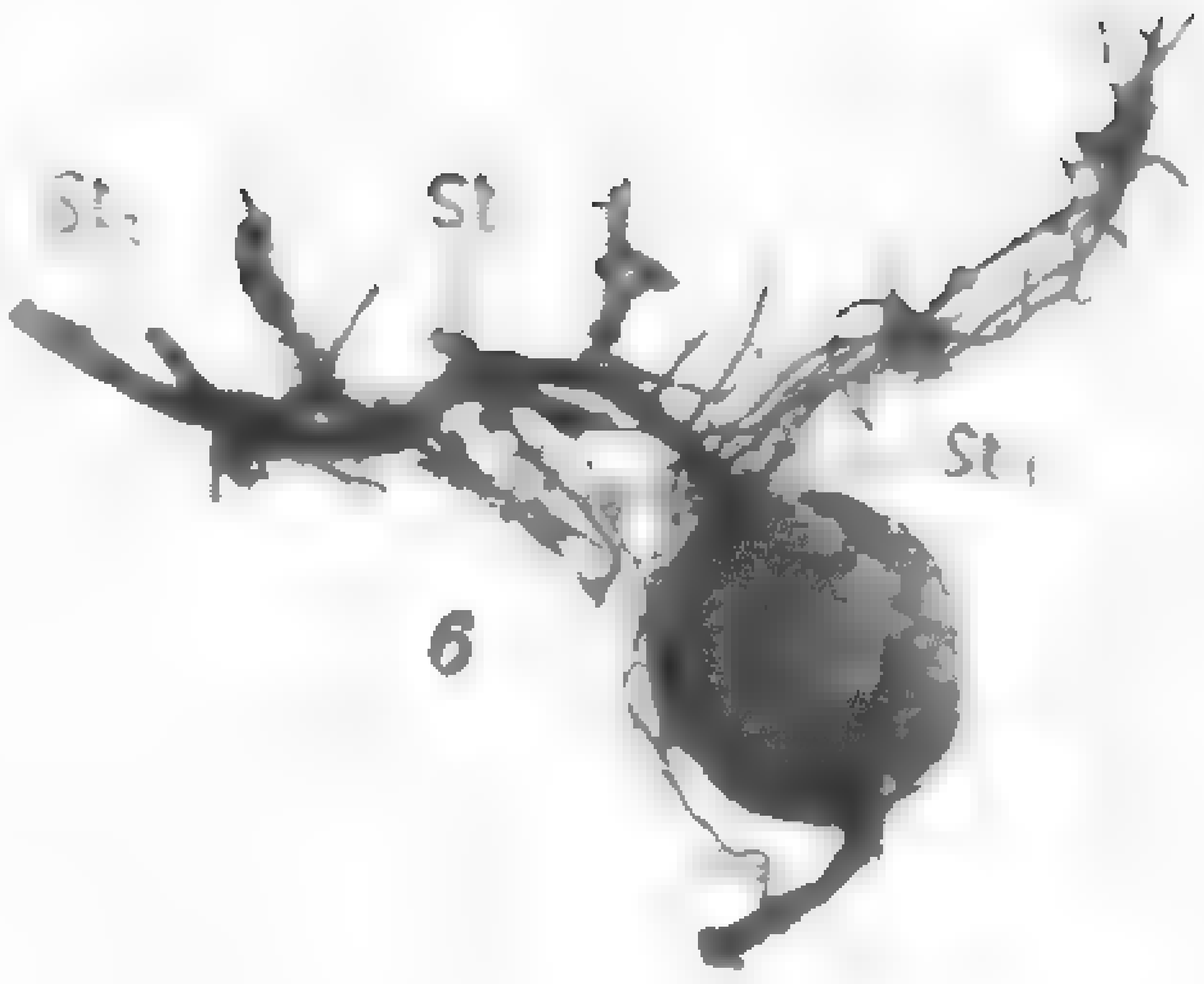


***Verlag von Gustav Fischer in Jena.***

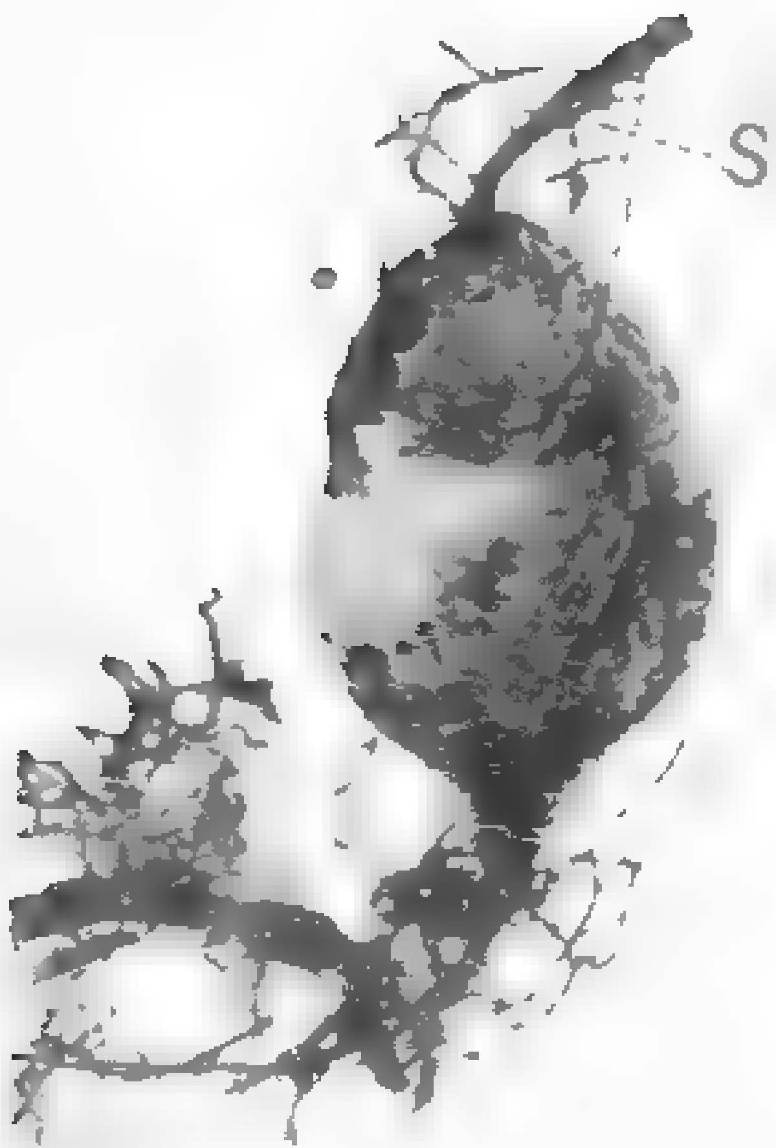
Reproduktion von J. B. Obernetter, München.



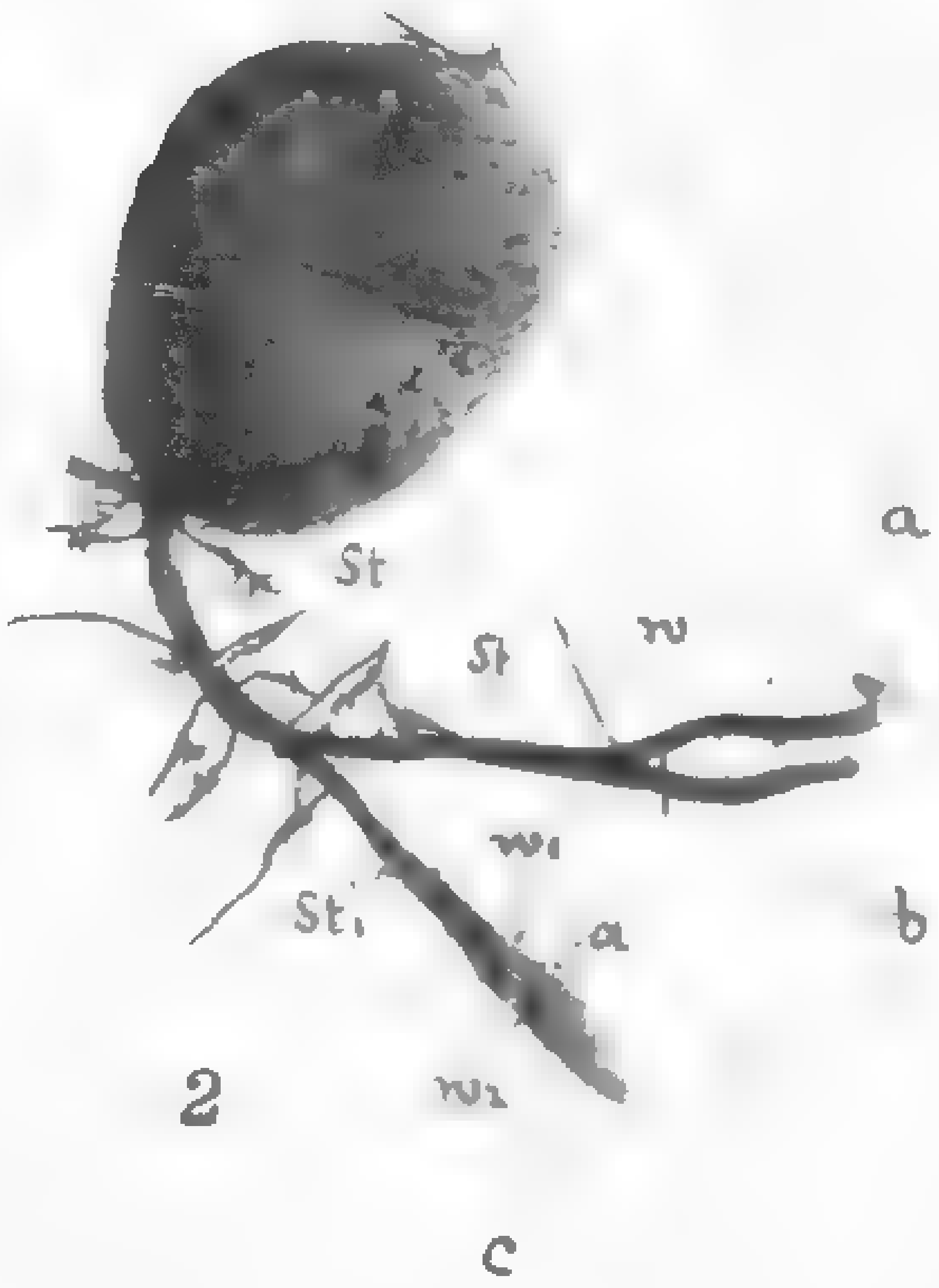
4



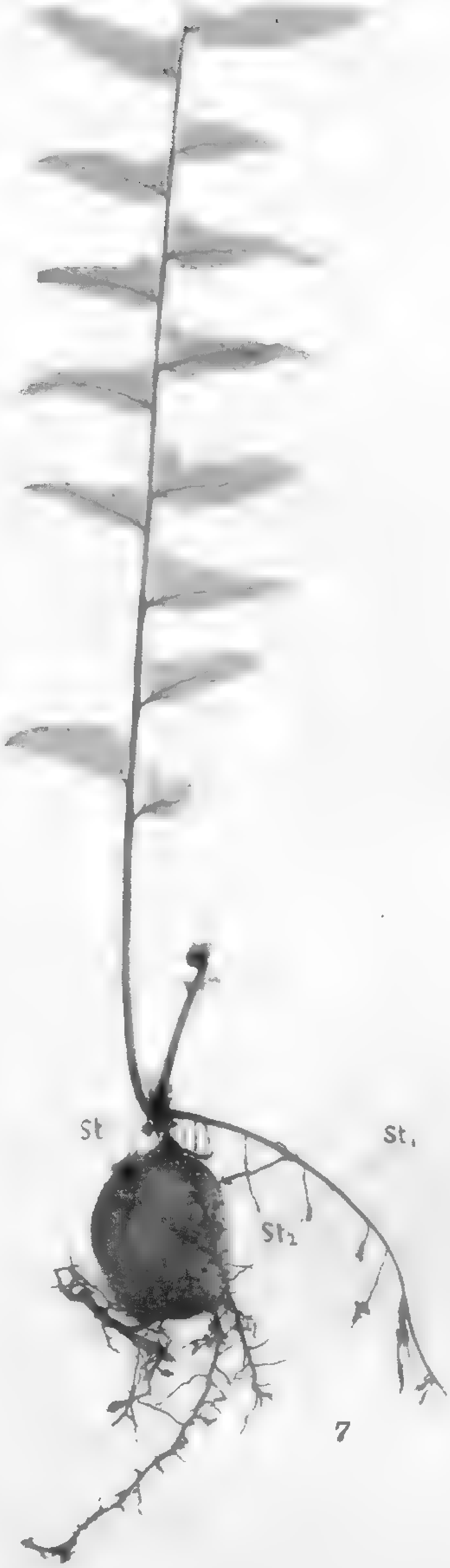
6



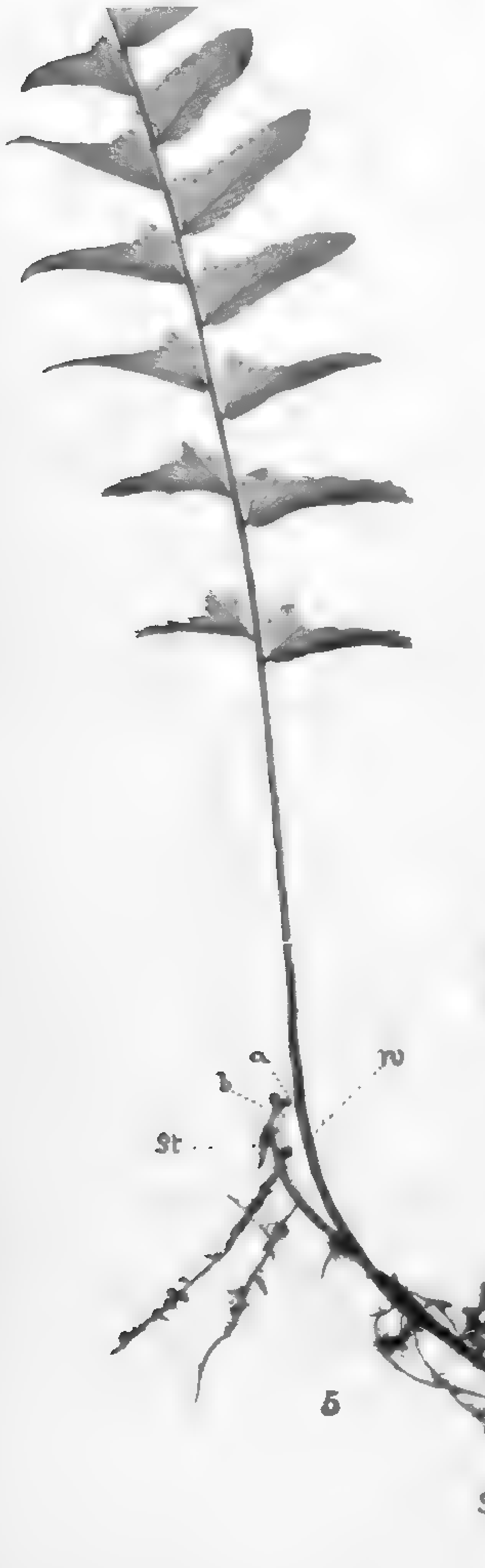
3


a
St
St
w
$w_1$
$St_1$
a
b
$w_2$
c

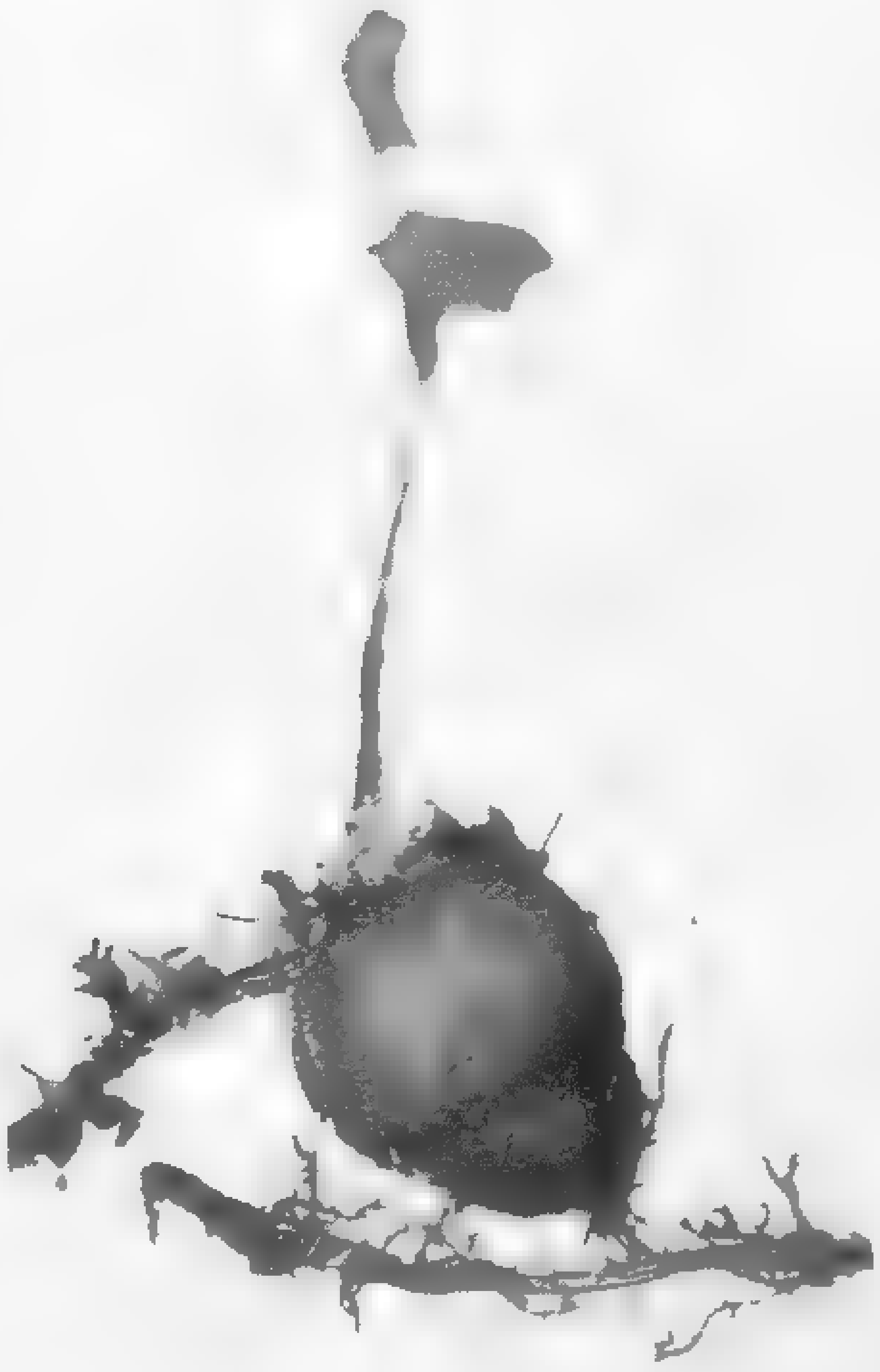
2



7


b
a
w
St
$St_1$
St

5



1

*Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

Fig. 2. Eine im Verbande mit der Mutterpflanze belassene Knolle und ihr Austrieb (Die von Palermo erhaltene Pflanze war als N. tuberculata Hort. Gall. bezeichnet und ist wohl N. cordifolia (L.) Presl. (N. tuberosa Presl.). Die nähere Erläuterung vergl. im Texte pag. 56. Nat. Größe.

Fig. 3. Knolle von N. cordifolia Bak. var. tuberosa (die Benennung stammt aus dem botanischen Garten zu Messina), mit Austrieb (*St*), der im Zusammenhang mit der Mutterpflanze entstanden war. Nat. Größe.

Fig. 4. Derselbe Fall, von der gleichen Pflanze. Die kleine, scheibenförmig abgeplattete Knolle stellt wohl ein Verkümmerungsprodukt dar. Trotzdem hat sie den Austrieb eines Stolo (*St*) gebildet. Nat. Größe.

Fig. 5. Knolle (gleicher Provenienz wie jene in Fig. 3), aber isoliert und in der Erde versenkt ausgelegt. Sie trieb den Stolo (*St*), der nach der Anlage eines seitlichen Ausläufers ($St_1$) und zahlreicher Wurzeln noch unter der Bodenoberfläche den Wedel (*W*) bildete, dann als Stolo weiterwuchs und nahe der Oberfläche wieder eine seitliche Anlage entwickelte. Der Scheitel erscheint daher wie gegabelt in die beiden Zweige *a* und *b*, von denen einer der Hauptachse, der andere dem zweiten angelegten Wedel entspricht. Nat. Größe.

Fig. 6. Eine gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen ausgelegte Knolle wie die in Fig. 5. Es sind auch wesentlich dieselben Produkte vorhanden, nur ist die Entwicklung weniger weit gediehen. *St*, die Hauptachse, $St_1$ und $St_2$ angelegte Seitenstolonen, der Scheitel des Stolo trägt die Anzeichen einer Gabelung, wahrscheinlich ist der erste Wedel am Vegetationspunkte angelegt. Nat. Größe.

Fig. 7. Knolle gleicher Provenienz wie die in Fig. 5 und 6 dargestellten, ebenfalls abgetrennt von der Mutterpflanze, aber dem Lichte ausgesetzt in Kultur genommen. Man findet einen verkürzten stoloartigen Austrieb (*St*), von dem viele Wurzeln und der seitliche Ausläufer ($St_1$) (der seinerseits auch solche 3. Ordnung ($St_2$) trägt) ausgehen. Darauf wurde die Bildung eines Rhizoms eingeleitet, d. h. die Blätter folgen in gestauchten Internodien. Dem schon entfalteten Wedel reiht sich sofort ein zweiter (in Entfaltung begriffener) an. Nat. Größe.

Für die gefällige Besorgung der photographischen Aufnahmen sagt der Verf. Herrn Privatdozent Dr. A. **Wagner** besten Dank.

# Einige Bewegungs- und Schrumpfungserscheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser.

Von Dr. **Wilhelm Lorch.**

(Mit 20 Textfiguren.)

## Leptodon Smithii Mohr.

Die Gattung Leptodon, der Familie der Neckeraceen zugehörig, umfaßt ungefähr 10 Arten, die ausschließlich in den wärmeren Teilen der Erde vorkommen. Sie zählen insofern zu den interessantesten Formen der Bryophyten, als ihre Achsen zweiter Ordnung (gewöhnlich Stämmchen genannt) und ihre Verzweigungen höchst auffällige, schneckenförmige Einrollungen infolge des Verlustes von Wasser ausführen, wie sie bei keiner der mir bekannten europäischen Arten anzutreffen sind. Bei dem mir zugänglichen Leptodon Smithii Mohr., dessen Heimat die Mittelmeerländer sind, entspringen dem kriechenden Hauptstengel sekundäre, bis 6 cm lange flache Äste, die mit Blättern in acht Reihen besetzt sind, von denen die an der Dorsal- und Ventralseite gelegenen der Achse anliegen und abwechselnd nach rechts und links geneigt sind, während die übrigen nach den Seiten hin abstehen. Die Achsen zweiter Ordnung zeigen also einen ausgesprochen dorsoventralen Bau und übertreffen in dieser Beziehung fast alle einheimischen Formen, z. B. die Arten der Gattungen Neckera und Homalia.

Die erwähnten schneckenförmigen Einrollungen werden nicht nur von den sekundären Achsen, sondern auch von den an diesen entspringenden Ästen und Zweigen dritter Ordnung ausgeführt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß man es dabei mit einer Einrichtung zu tun hat, die dazu dient, die Transpiration herabzusetzen. Während sich der sekundäre Hauptsproß bei eintretendem Wasserverlust nach der dorsalen Seite hin zusammenrollt, führen die in einer Ebene liegenden Achsen dritter Ordnung gleichzeitig entsprechende Bewegungen aus, so daß das lufttrockene Pflänzchen nur noch sehr wenig an den früheren turgeszenten Zustand erinnert.

Die anatomische Untersuchung der im Querschnitt elliptischen, kriechenden Hauptachse (Achse erster Ordnung) ergibt, daß das der Erde zugewendete Gewebe aus dünnwandigen, hellen Zellen besteht, wogegen die Elemente der Ober- oder Rückenseite ein Band von ca. 10 Lagen bilden, dessen Zellwände sehr stark verdickt und im Gegensatz zu denen der Bauchseite intensiv gelbrot gefärbt sind. Auf Querschnitten durch die Achsen zweiter Ordnung tritt der soeben geschilderte Gegensatz zwischen Rücken- und Bauchseite noch deutlicher hervor, weil hier die langgestreckten, an die Bastfasern der höheren Pflanzen erinnernden Zellen einen größeren Raum einnehmen. Fig. 1 stellt einen Querschnitt durch die sekundäre Achse dar, die dorsale Partie von Zellen mit stark verdickten Membranen ist schraffiert. Querschnitte durch Achsen dritter Ordnung liefern dasselbe Bild. Die Figuren 2*a* und *b* zeigen deutlich den Unterschied in der Membranausbildung der Ventral- und Dorsalseite einer Achse zweiter Ordnung.

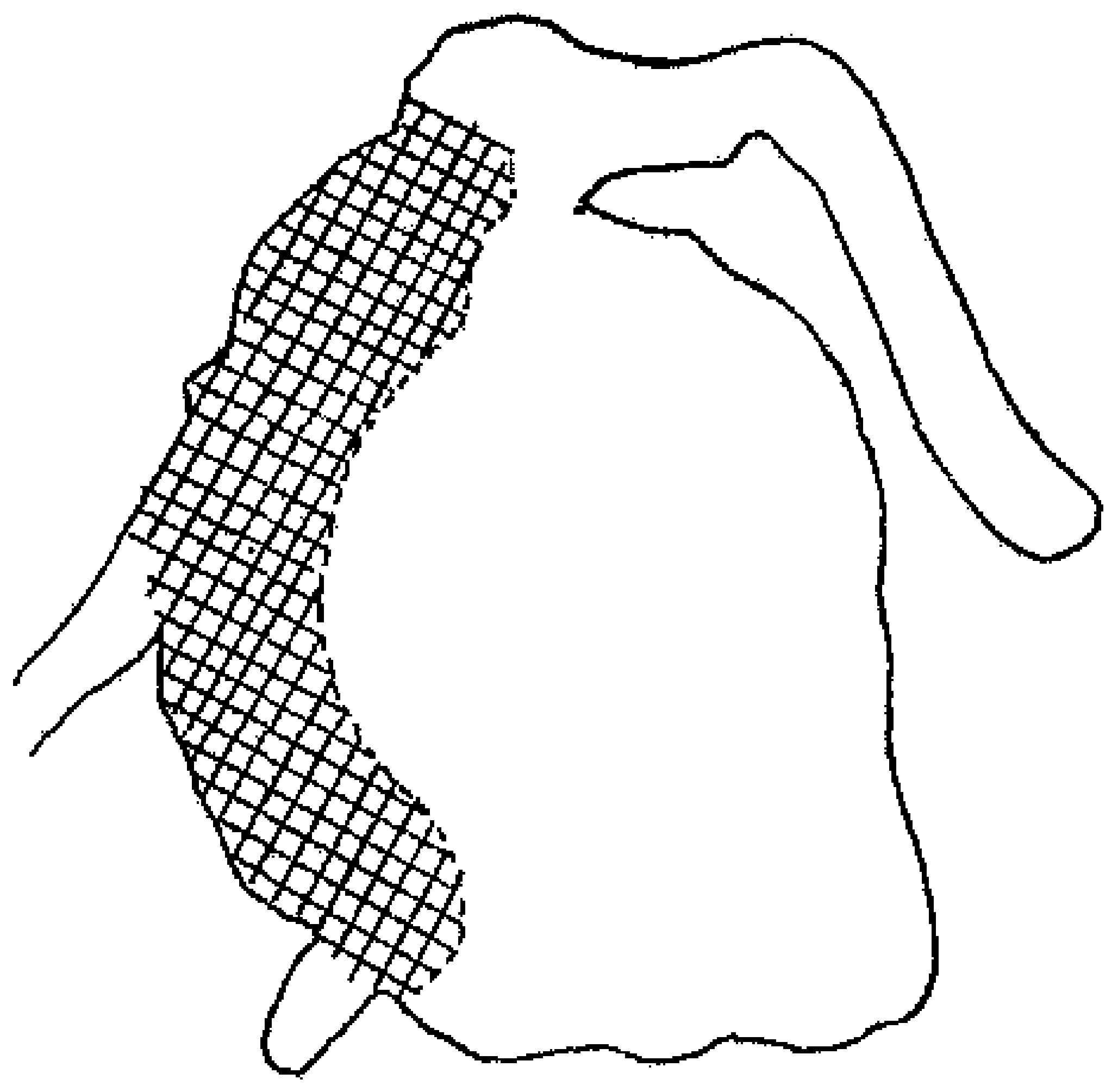


Fig. 1.

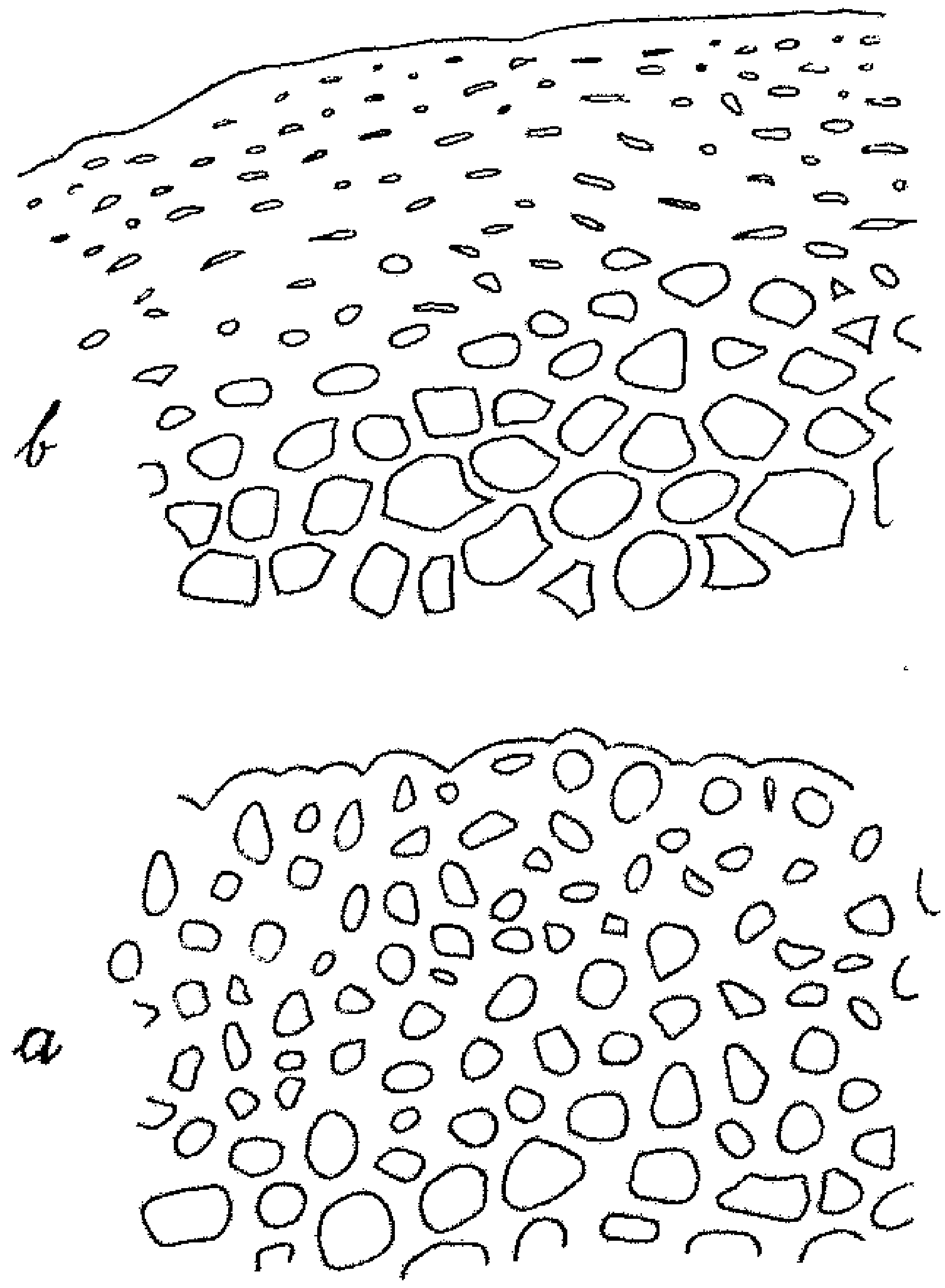


Fig. 2*a* und *b*.

Versuch 1.

Legt man trockene, also eingerollte Exemplare in Wasser, so findet bald die Aufrollung statt, daran beteiligen sich gleichzeitig alle Seitenzweige. Das Gegenteil tritt ein, wenn das Wasser verdunstet.

Versuch 2.

Bringt man turgeszente, also aufgerollte Exemplare in absoluten Alkohol, so führen alle Achsen infolge der Wasserentziehung durch den Alkohol die Einrollung aus.

### Versuch 3.

Macht man mit einem Rasiermesser an einem turgeszenten Stämmchen von der Rückenseite her mehrere zarte Einschnitte — es ist dies nicht ganz einfach, weil man die Stämmchen leicht durchschneidet — so führen die Achsen zweiter Ordnung — die zahlreichen Nebenachsen (dritter Ordnung) in gleicher Weise mit Einschnitten zu versehen ist wegen des geringen Umfanges derselben unmöglich — weder bei Wasserverlust, noch bei Entziehung des Wassers durch absoluten Alkohol Einrollungen aus, die Achsen bleiben gestreckt.

### Versuch 4.

Verfährt man nun in der Weise, daß man die turgeszenten Achsen zweiter Ordnung mit zahlreichen Einschnitten von der Bauchseite her versieht, so ist die Einrollung bei Wasserverlust oder bei Entziehung des Wassers durch absoluten Alkohol so stark, daß der Grad der Einrollung den normalen weit übertrifft.

Aus diesen wenigen Versuchen geht klar hervor, daß das an der Dorsalseite gelegene Band dickwandiger Zellen in ursächlichem Zusammenhang zur Einrollung steht. Schneidet man vorsichtig diesen Zellkomplex an mehreren Stellen durch, so unterbleibt die Einrollung, weil das dorsale Band in seiner Tätigkeit unterbunden ist. Naturgemäß muß sich der Grad der Einrollung stark vergrößern, sobald durch Ausführung von Einschnitten an der Bauchseite das Übergewicht des dorsalen, unverletzten Bandes erhöht wird.

Diese kleine Beobachtung legte mir die Gewißheit nahe, daß die einseitigen Bewegungen, die bei Wasserverlust mehrere deutsche Bryophyten ausführen, ebenfalls auf das Vorhandensein eines derartigen substereïden Zellkomplexes zurückzuführen sind.

Die Arten der Gattungen Neckera, Leucodon, Homalia und Pterogonium erfahren bei Eintrocknung an ihren Stämmchen, bezw. deren Verästelungen mehr oder weniger starke Einrollungen, über deren biologische Deutung kein Zweifel obwalten kann.

In anatomischer Beziehung ist zunächst die Tatsache auffällig, daß mit Ausnahme der nur je eine Art[1]) umfassenden Gattung Leucodon und Pterogonium die zahlreichen Arten von Neckera und Homalia trichomanoides einen elliptischen oder länglichen Achsenquerschnitt aufweisen. Die längere Achse des Querschnittes ist die horizontale, eine

---

[1]) Berücksichtigt ist nur die deutsche Flora.

Eigentümlichkeit, die mit der Dorsoventralität des Stämmchens gut in Einklang zu bringen ist. Bei Leucodon sciuroides L. und Pterogonium gracile Dill. kann von Dorsoventralität keine Rede sein, dem entspricht auch die Ausbildung einer stielrunden Achse.

Obwohl in der systematischen Literatur [1]) sich genaue Angaben über den Bau der sekundären Achsen der genannten Arten vorfinden, konnte ich es mir doch nicht versagen, die Angaben auf ihre Richtigkeit noch einmal zu prüfen. Es konnte der Nachweis von dem Vorhandensein eines einseitig ausgebildeten Gewebekomplexes mit stark verdickten Membranen überall leicht erbracht werden, meine Beobachtungen stimmen mit den Angaben in Rabenhorsts Flora vollständig überein.

Bei Leucodon sciuroides L. liegen die Verhältnisse genau wie bei Leptodon Smithii Mohr. Auf der einen Seite des zylindrischen Stämmchens — biologisch aufgefaßt ist es die dorsale — finden wir auch hier mehrere Lagen stark verdickter Zellen mit bräunlich gefärbten Membranen, allerdings tritt diese Partie nicht so scharf hervor wie bei Leptodon Smithii Mohr. Auch bei den Arten von Neckera finden wir auf dem Querschnitt durch die sekundäre Achse an der dorsalen Seite mehr oder weniger scharf ausgebildet einige Schichten dickwandiger — substereïder — Zellen. Bei Pterogonium gracile Dill., dessen kätzchenartige Äste und Ästchen im trockenen Zustand stark abwärts gekrümmt sind, zeigt das Gewebe des Stengelquerschnittes an einer Seite Zellen mit gelblichen, stark verdickten Wänden.

Aus dem Versuch 3 hatte ich gefolgert, daß das dorsale Band dickwandiger, bastähnlicher Zellen die spiralige Einrollung des Stämmchens im wesentlichen bedinge. In dem Ergebnis von Versuch 4 konnte eine weitere Bestätigung meiner Folgerung erblickt werden, obwohl eine kurze Überlegung zeigen mußte, daß sämtliche Experimente bei aller Deutlichkeit der Resultate doch in keiner Weise den ursächlichen Zusammenhang klarlegen. Ich versuchte deshalb, um auf einem anderen Wege zur Klarheit zu gelangen, indem ich das Verhältnis von Längsschnitten durch das Stämmchen unter wechselnden äußeren Einwirkungen untersuchte.

Aus einem mit Wasser gefüllten Uhrgläschen, worin sich mehrere radiäre Längsschnitte des Stämmchens von Leptodon Smithii Mohr. befanden, hob ich vermittelst einer Nadel einen solchen heraus und ließ

---

1) Vergleiche die betreffenden Angaben in „Rabenhorst, Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz“, Bd. IV, Abt. II, pag. 684, 696, 714 und 780.

ihn an der Spitze der Nadel eintrocknen. Dann streifte ich ihn mit einem scharf zugeschnittenen Streifen Fließpapier auf den Objektträger ab und bedeckte ihn mit einem Deckglas. Das Präparat zeigte deutlich eine scharfe Krümmung nach derjenigen Seite, an der das schwächere Band substereïder Zellen liegt. (Vergl. Fig. 2 *a* und *b*.) Dem stärkeren dorsalen Band liegt nämlich ein schwächeres diametral gegenüber. Wurde das Deckglas weggenommen und der freiliegende Längsschnitt angehaucht, so verminderte sich die Konkavität auf der ventralen Seite des Längsschnittes, und diese konnte durch andauerndes Hauchen derart vermindert werden, daß der Längsschnitt fast die normale Streckung des turgeszenten Zustandes zeigte. Hieraus ergibt sich, daß die obige Erklärung des Einrollungsvorganges durchaus nicht genügte. Bedeckt man das trockene Objekt wieder mit dem Deckglas, indem man Wasser hinzutreten läßt, so streckt sich der Stämmchenlängsschnitt unter gleichzeitiger Vergrößerung des Querdurchmessers.

Die Einrollung beruht also darauf, daß das schwächere Band der ventralen Seite des Stämmchens bei Eintrocknung sich stärker zusammenzieht als das dorsale, dieses aber neigt sich unter dem Einfluß der sich kontrahierenden gegenüberliegenden Seite nach dieser hin.

Ein anderer radiärer Längsschnitt wurde aus dem Uhrglas hervorgehoben und im feuchten Zustand auf den Objektträger gebracht. Dann versuchte ich unter Zuhilfenahme einer scharfen Lupe vermittelst Skalpells das dorsale Stereïdenbündel von dem übrigen Gewebe abzuschneiden, ein Unternehmen, das viel Geduld erforderte, aber mehrere Male gut gelang. Es lagen jetzt zwei Teile des zuvor einheitlichen Längsschnittes nebeneinander. Da aber bei der Eintrocknung die Adhäsion beider Teile auf den Objektträger störend einwirkt, so wurden die Schnitte vermittelst einer Papierspitze mehrere Male auf dem Objektträger verschoben und dann erst beobachtet. Es zeigte sich, daß das isolierte Gewebe der dorsalen Seite im trockenen wie im feuchten Zustande — die Zuführung der Feuchtigkeit erfolgte durch Anhauchen — eine nennenswerte seitliche Verkrümmung nicht erfuhr. Ganz anders verhielt sich der Schnitt, der außer dem Gewebe des Stämmcheninneren das ventrale substereïde Band umfaßte. Eine sehr starke Krümmung nach der ventralen Seite machte sich geltend, die beliebig durch Anhauchen des Objekts verringert werden konnte. Die Krümmung war, da das dorsale Band seinen — ich will sagen hemmenden — Einfluß nicht ausüben konnte, größer als beim unversehrten Querschnitt.

Wenn also die spiralige Einrollung auf dem verschiedenartigen Verhalten der beiden Gewebemassen beruht, so bleibt doch noch immer die Frage offen, ob nicht auch das ventrale Gewebe einen bestimmenden Einfluß ausübt. Aufschluß darüber konnte nur der Versuch erteilen. Dieser lieferte das erwartete Resultat: Das ventrale Gewebe führt weder im trockenen noch im turgeszenten Zustand eine seitliche Krümmung aus, ist also auch nicht an der Einrollung des Stämmchens aktiv beteiligt.

Auf dem durch diese Versuche bezeichneten Wege hoffe ich noch manche andere Bewegungserscheinung ausreichend erklären zu können.

Um nicht mißverstanden zu werden, möchte ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß bei Leptodon, Leucodon, Neckera usw. die Stämmchen wie bei den meisten Bryophyten durch einen an der Peripherie gelegenen, einheitlichen Hohlzylinder aus langgestreckten dickwandigen Zellen mechanisch gefestigt werden. Dieser Zylinder wirkt ähnlich wie die eisernen Träger unserer modernen Häuser, nur mit dem Unterschied, daß er eine seitliche Biegung, ohne zu zerbrechen, zuläßt. Nur aus praktischen Gründen habe ich bei Darlegung meiner Versuche von einer dorsalen und ventralen Seite gesprochen.

Mit allen mir zu Gebote stehenden Formen habe ich eine Reihe von Versuchen, analog denen von Leptodon Smithii Mohr, angestellt und ganz übereinstimmende Ergebnisse erhalten.

Ich glaube nicht zu weit zu gehen, wenn ich in der einseitigen Ausbildung dickwandiger Zellen ganz allgemein eine Einrichtung zur Herabsetzung der Transpiration erblicke, eine Einrichtung, die nur einer beschränkten Anzahl von Laubmoosen zukommt, während sie bei den foliosen, meist ausgeprägt dorsoventral gebauten Lebermoosen eine größere Verbreitung zu haben scheint. In jeder Beziehung bemerkenswert ist der Umstand, daß die Gattungen Leucodon, Leptodon, Neckera, Homalia und Pterogonium systematisch einander sehr nahe stehen. Sie bilden auch eine scharf umschriebene biologische Gruppe, eine Behauptung, die in der nahen systematischen Verwandtschaft der untersuchten Arten noch eine kräftige Stütze findet.

In bescheidener Weise sollen diese kurzen Mitteilungen dartun, daß trockene systematische Angaben Leben erhalten, sobald sie von den Strahlen der biologischen Betrachtungsweise getroffen werden.

Die an den Stämmchen von Leucodon, Leptodon usw. gemachten Beobachtungen veranlaßten mich zu weiteren Untersuchungen in der bezeichneten Richtung. Die eigentümliche Rolle, welche das mechanische Gewebe zweifellos spielt, legte mir die Vermutung nahe, daß überall bei den Bryophyten, an Achsen wie an Blättern, der Grad der Schrumpfung als Folge des Wasserverlustes abhängig ist von der Lage und Stärke jener bastzellenartigen Gewebeformen oder in ähnlicher Weise wirkenden Zellen und Zellkomplexe.

## Versuch 1.

Aus dem Laminarteile des Blattes von Catharinaea Hausknechtii Jur. et Milde wurde ein rechteckiges Stück so herausgeschnitten, daß Rippe und Rand in Wegfall kamen. (Fig. 3 *a* und *b*), Fig 3*a* gibt die Umrisse des turgeszenten Blatteils wieder, Fig. 3*b* zeigt den Zustand derselben Blattpartie nach der Eintrocknung. Wie groß die durch den Wasserverlust hervorgebrachte Größenverminderung ist, lehrt der Vergleich beider Figuren. Im Momente der Eintrocknung hat man unter dem Mikroskop den Eindruck, als ob ein Blutegel durch Annäherung seiner Segmente die Längsausdehnung seines Körpers verringere. Es sei schon jetzt darauf hingewiesen, daß das Laminargewebe durchaus die Eigenschaften des Schwellgewebes besitzt, das sich zwischen Scheide und Spreite der meisten Polytrichaeenblätter einschiebt, auf dem die Drehung der Spreite in vertikaler Richtung beruht. Fig. 3*b* läßt nicht mehr die scharfen Ränder der Fig. 3*a* erkennen, es haben mannigfache Zerrungen stattgefunden, jedenfalls kann aber davon keine Rede sein, daß nach irgend einer Richtung hin ein stärkerer Zug ausgeübt wurde.

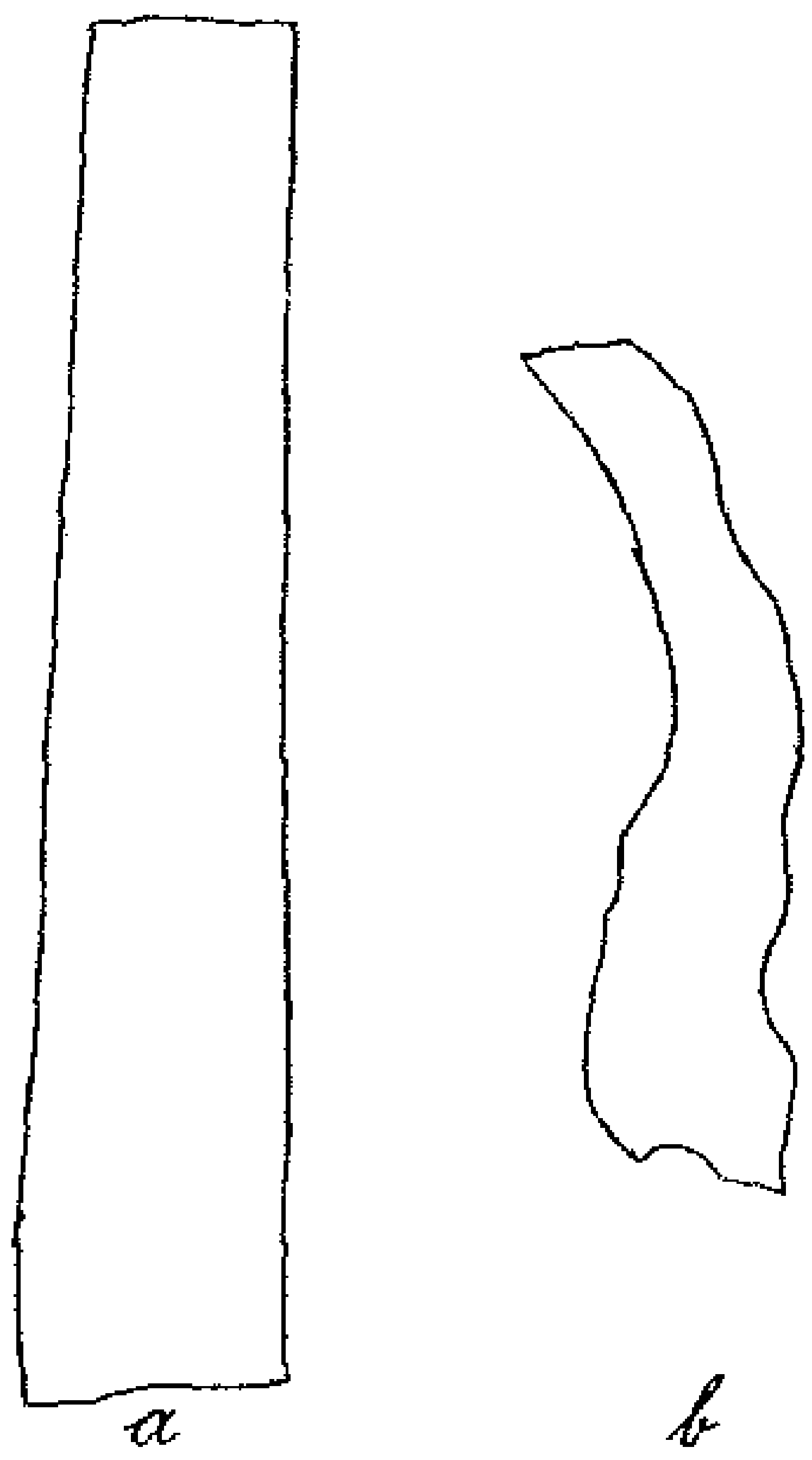


Fig. 3.

## Versuch 2.

Es wurde aus einem Blatte derselben Art ein rechteckiges Stück so herausgeschnitten, daß außer der laminaren Partie auch noch der zugehörige Teil der Rippe vorhanden war. (Der Blattrand fehlte.) Fig. 4*a* stellt dieses Blattstück im turgeszenten Zustand dar, *b* dagegen die Umrisse des nämlichen Stückes nach der Eintrocknung. Wie stark der von der breiteren Laminarpartie infolge des Wasserverlustes verursachte Zug ist, zeigt die starke von der Rippe nach dieser Seite hin ausgeführte Krümmung.

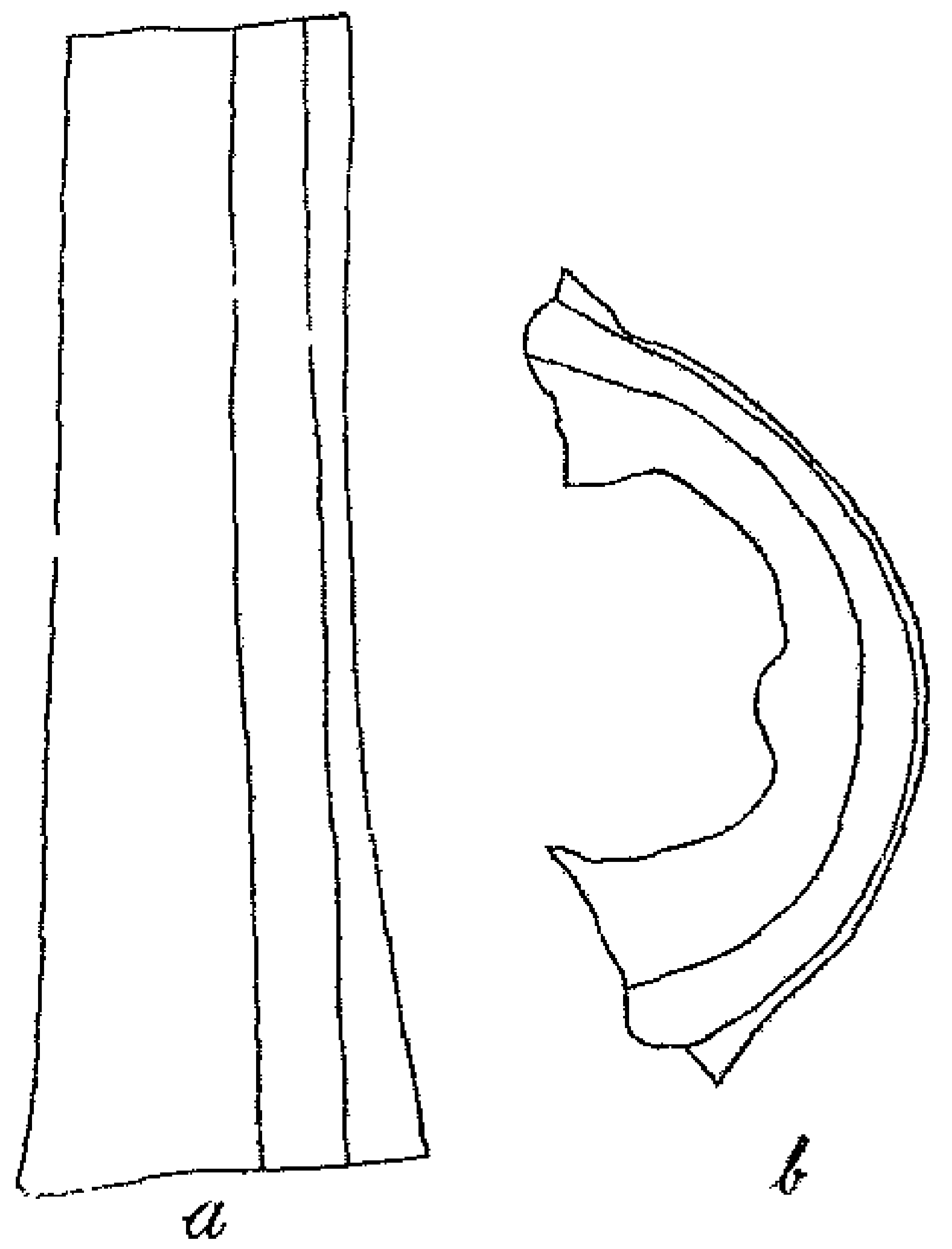


Fig. 4.

### Versuch 3.

Aus dem Blatte von Catharinaea Hausknechtii Jur. et Milde (bei den folgenden Versuchen kommt dieselbe Art in Betracht) wurde durch zwei annähernd senkrecht zur Blattlängsachse oder Rippe geführte Schnitte ein Stück herausgeschnitten. (Fig. 5*a* und *b*). Bei Wasserverlust trat eine erhebliche Verringerung des Längs- und Querdurchmessers des Blattstücks ein. Die Blattränder legten sich in Wellen, die Rippe wurde durch den Zug der eintrocknenden Laminarpartien seitlich verbogen, jedoch nicht nach einer bestimmten Richtung, weil auf beiden Seiten der Rippe die Zugkräfte einander ungefähr das Gleichgewicht hielten.

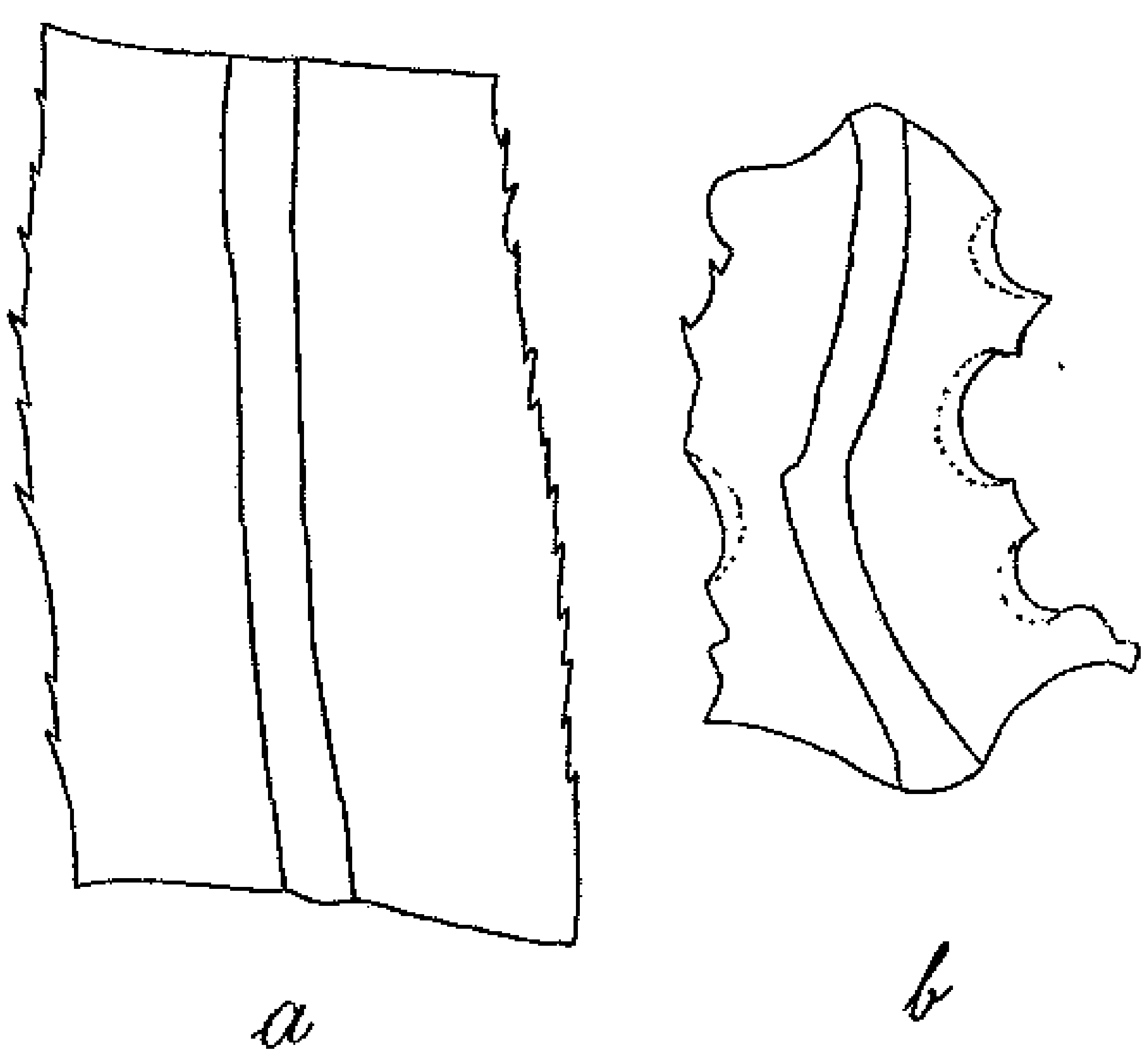


Fig. 5.

### Versuch 4.

Es wurde ein Blattstück so herausgeschnitten, daß außer der Rippe noch der Rand vorhanden war (Fig. 6*a* und *b*). Der sich zusammenziehende laminare Teil biegt die Rippe nach der entsprechenden Seite, der Rand ruft, da er durch seine größere mechanische Festigkeit dem sich zusammenziehenden Laminargewebe einen Widerstand entgegensetzt (wie bei Versuch 3) stärkere Wellungen in der Blattfläche (bes. am Rande) hervor, vermag aber noch weniger als die Rippe den starken Zugkräften zu widerstehen.

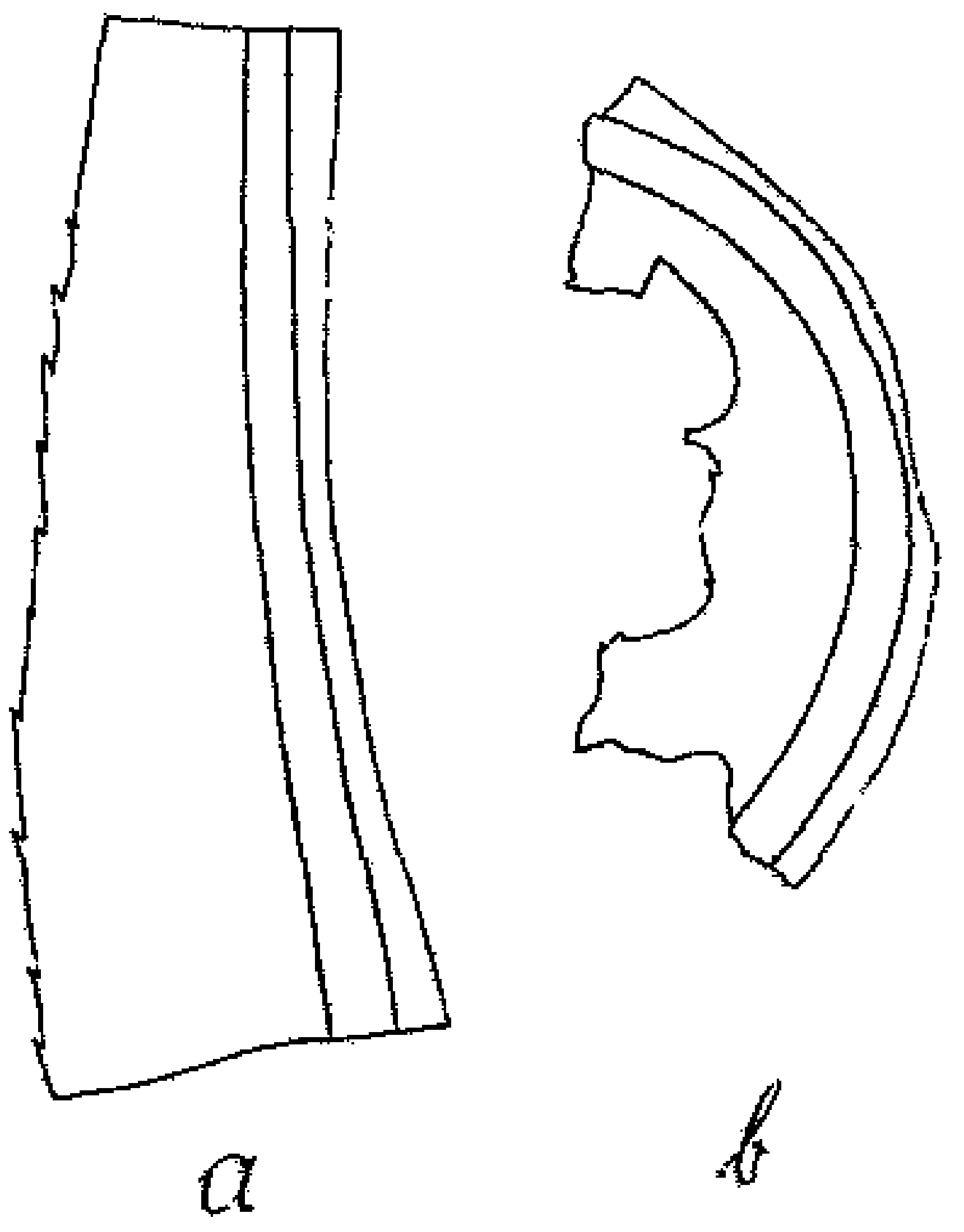


Fig. 6.

### Versuch 5.

Zur Beobachtung diente ein Blattstück, das außer dem laminaren Teil noch den zugehörigen Blattrand besaß (Fig. 7 *a* und *b*). Bei der Einschrumpfung kommt die höhere mechanische Festigkeit der Zellen des Blattrandes zur Geltung. Die Zusammenziehung des linken Blatteils ist stärker als die des rechten, wie Fig. 4 deutlich zeigt.

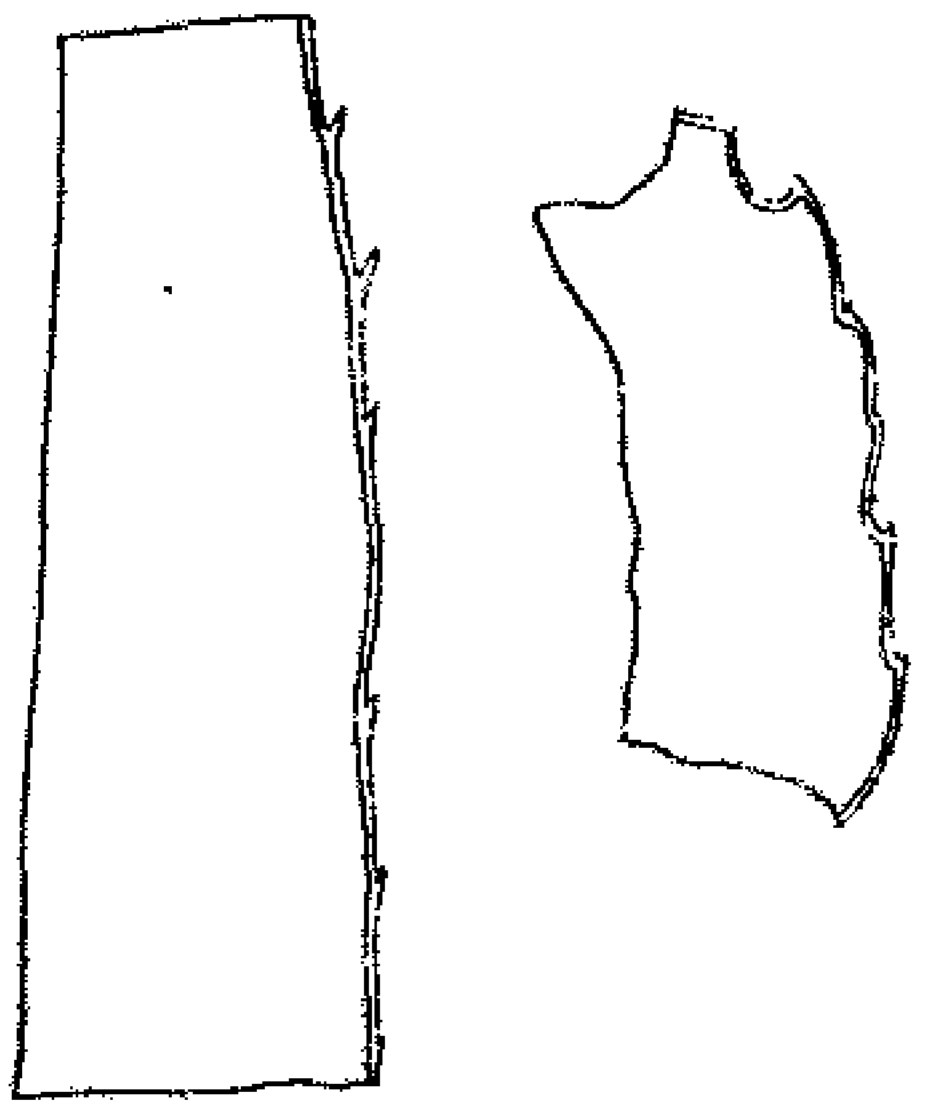


Fig. 7.

Diese Versuche beweisen meines Erachtens genügend, daß bei der Eintrocknung des Blattes von Catharinaea Hausknechtii Jur et Milde, und ähnlich werden wohl die Verhältnisse bei zahllosen anderen Laubmoosen liegen, zu beiden Seiten der Rippe ziemlich gleich große, aber doch bedeutende Zugkräfte wirken, die nicht imstande sind, eine Lagenverschiebung der Rippe in seitlicher Richtung zu bewirken. (Die andere Bewegung der Rippe kommt jetzt nicht in Betracht). Der mechanisch weniger feste Rand wirkt der Zusammenziehung der Laminarstücke in ähnlicher Weise entgegen wie die Rippe, kommt aber nicht so stark zur Geltung, infolgedessen legen sich die Blattränder stark in Wellen. Es geht aus diesen Versuchen weiter hervor, daß die mechanisch festeren Teile des Blattes bestimmend sind für die Gestalt der Blätter sowohl im turgeszenten als auch im trockenen Zustande.

Für Leptodon Smithii Mohr habe ich oben nachgewiesen, daß bei Eintroknung die spiralige Einrollung des Stämmchens auf dem verschiedenartigen Verhalten der mechanisch stärkeren Zellen an der dorsalen und ventralen Seite beruht.

Wirft man nun die Frage auf, welcher Teil der in Betracht kommenden Gewebe bei Leptodon und Catharinaea Hausknechtii Jur. et Milde, ob der Inhalt der Zellen oder ihre Membranen, es ist, der infolge Einbuße an Wasser die Zusammenziehung erfährt, so kommen nach meiner Meinung in erster Linie die Membranen in Betracht, während dem Inhalt der Zellen mehr eine passive Rolle zufällt. Einen Beweis hierfür zu erbringen halte ich für unmöglich, weil wir nicht imstande sind, die speziellen Eigentümlichbkeiten der Wände hinsichtlich ihrer Quellungsfähigkeit und Aufnahmefähigkeit für Wasser genau zu erforschen.

Im Stämmchen von Leptodon Smithii Mohr begegnen wir auf der dorsalen Seite einem Komplex von Zellen, deren Lumina infolge der starken Ausbildung der Membranen auf ein Minimum reduziert sind, wogegen die ebenfalls mit dicken Wänden ausgestatteten Zellen der gegenüberliegenden Seite viel größere Innenräume aufweisen. Es ist die größere Masse membranösen Stoffes an den Zellen der dorsalen Seite, die ein Übergewicht über die Wände des mechanischen Zylinderteils der gegenüberliegenden Seite darstellt. Bei Eintrocknung tritt diese relative Schwäche der ventralen Partie hervor, es findet bei Wasserentziehung hier eine stärkere Kontraktion statt.

## Dawsonia superba Grev. und Polytrichumarten vom Typus des Polytrichum piliferum Schreb.

Legt man zarte Querschnitte durch das Blatt von Dawsonia superba Grev. auf einen sauber gereinigten Objektträger und beseitigt man darauf das Wasser in der Umgebung des Objekts vermittelst eines feinen Fließpapierstreifens, so kann man unter dem Mikroskop, da das übrige Wasser bald verdunstet, die durch die Eintrocknung hervorgerufenen Bewegungen gut beobachten. Da aber die beiden Seitenflügel des Blattquerschnitts in der Regel am Objektträger adhärieren, so sann ich auf eine andere Methode, welche diesen Übelstand beseitigte, also einen Beobachtungsfehler ausschloß. Ich verfuhr in derselben Weise wie mit den Längsschnitten von Leptodon Smithii Mohr. Mit einer spitzen Nadel hob ich einen Schnitt aus dem Wasser des Uhrschälchens hervor und ließ ihn an der Nadelspitze eintrocknen. Dann streifte ich ihn mit einem Fließpapierstreifen auf den Objektträger ab und bedeckte ihn leise mit einem Deckglas Das Objekt besaß jetzt die natürlichen Umrisse. Nachdem das Bild gezeichnet war, wurde das Deckglas weggenommen und je ein Tropfen Wasser so auf den Objektträger gebracht, daß der Schnitt davon benetzt wurde. Ich ließ das Wasser längere Zeit einwirken, dann bedeckte ich den Schnitt wieder mit dem Deckglas und zeichnete die Umrisse desselben im turgeszenten Zustand.

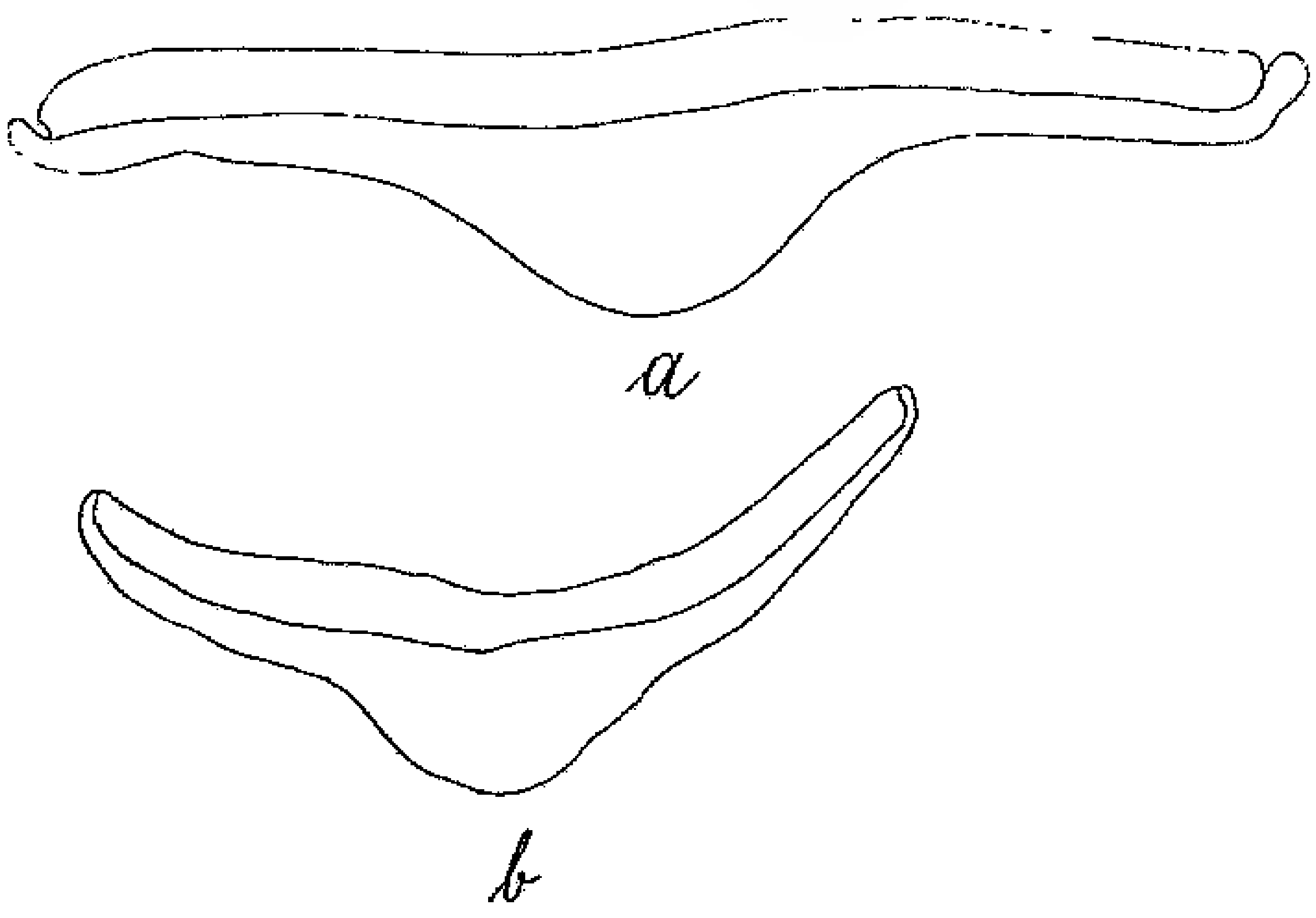


Fig. 8.

Bringt man einen Blattquerschnitt im Wasser auf den Objektträger und beseitigt darauf das überflüssige Wasser, so beobachtet man, sobald auch das Objekt selbst seinen Wassergehalt verliert, daß die beiden Seitenflügel des Blattes sich nach der Symmetrielinie des Schnittes zusammenziehen. Gleichzeitig erfolgt eine Kontraktion in der Mediane selbst, also von der Bauchseite nach der Rückenseite hin. Schlägt man den zuletzt geschilderten Beobachtungsweg ein, so kann man stets am trockenen Objekt noch eine starke Ausbauchung, die ihre Öffnung nach der ventralen Seite kehrt, feststellen. Fig. *8a* und *b* zeigen die Umrisse eines turgeszenten und eingetrockneten Blattquerschnitts. Die ursprünglich annähernd in einer Geraden liegenden Lamellenenden zeigen nach dem Verlust des Wassers eine deutliche Krümmung. Außerdem haben sich nach der Eintrocknung die vorher ausgebreiteten einschichtigen Laminarsäume nach oben und innen umgeschlagen. Wer ruft nun, so fragte ich mich, diese Bewegungserscheinungen hervor und worauf beruht speziell die im Zustand der Trockenheit zu beobachtende Aushöhlung an der Bauchseite des Blattquerschnittes?

Wie die ein wenig schematisch gehaltene Figur zeigt, wird das Blatt von Dawsonia superba Grev. meist von drei, selten von vier Sklerenchymplatten durchzogen. An Ausdehnung nehmen diese Platten von der Rücken- nach der Bauchseite hin allmählich ab. Die dorsale Platte reicht bis zur einschichtigen Lamina und übertrifft die beiden anderen sehr an Ausdehnung. Beobachtet man einen Blattquerschnitt unter dem Mikroskop in dem Augenblick, wenn er sein Wasser verliert, so kann man mit Leichtigkeit feststellen, daß diese sklerenchymatischen Stränge infolge ihrer starken Zusammenziehung einen Zug nach den Flügeln des Querschnittes und nach der ventralen Linie desselben ausüben. Alle Stränge kontrahieren sich nach der Symmetrielinie des Schnittes und es hat den Anschein, als ob ein System von Gummibändern, deren Enden in der Mediane befestigt sind, mit ihren freien Enden die übrigen Teile des Querschnittes nach dem mittleren breiten Teil des Querschnittes hinzögen.

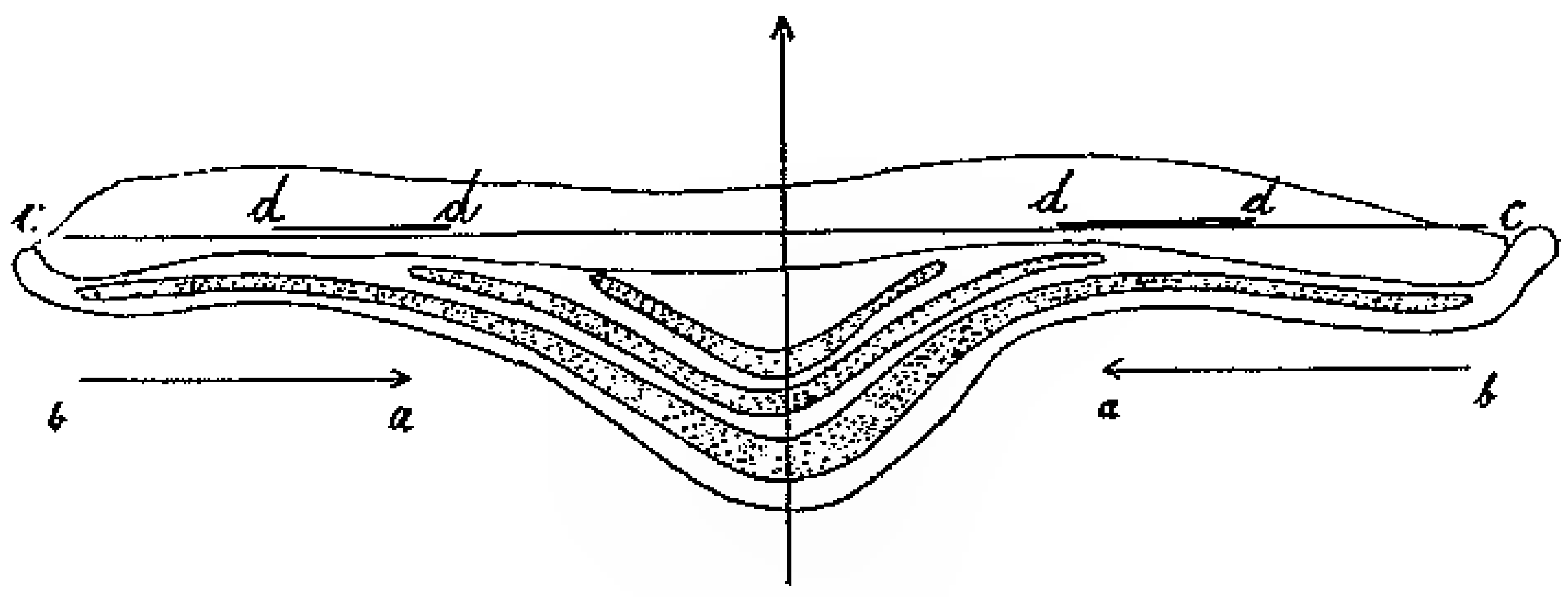


Fig. 9.

Normalerweise büßen die von den äußersten Teilen der größten — dorsalen — Sklerenchymplatte durchzogenen Partien (Fig. 9 *a—b*) ihr Wasser zuerst ein. Vom Punbte *b* nach dem Punkte *a* (Fig. 9) ziehen sich die beiderseitigen Stränge in der durch den Pfeil *a—b* angedeuteten Richtung zusammen. Da, wo der dorsale Strang eine Krümmung nach der Rückenseite erfährt, also jederseits der Symmetrielinie bei *a*, wirkt er in einer anderen Richtung kontrahierend und zwar schief aufrecht nach rechts und links, er bewirkt so eine Krümmung der Linie *c—c* in der Gegend von *d—d*. Die beiden übrigen schwächeren Platten wirken in derselben Weise wie die dorsale, doch mit dem Unterschiede, daß der horizontale Zug in der Richtung *a—b* kaum in Betracht kommt, um so größer ist dagegen der Zug in den Richtungen beiderseits schief aufwärts. Durch die geschilderte Wirkungsweise der Sklerenchymplatten wird die Konkavität der ventralen Seite (Fig. 8 *b*) hervorgebracht. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß die dorsale Platte, da sie den Umfang ihres der breiteren Rippenpartie angehörigen Teiles vergrößert, dadurch den beiden anderen Platten gleichsam das „Rückgrat stärkt“. Die Lumina der weiteren Zellen werden, sobald die Kontraktion der Sklerenchymplatten vor sich geht, gestaltlich bedeutend verändert. Fig. 10 läßt den Unterschied in der Gestalt der Lumina dieser weiteren Zellen im Zustand der Turgeszenz (*a*) und der Trockenheit (*b*) gut erkennen. (Es handelt sich um die rechte Seite eines Blattquerschnitts. Diese Gestaltänderung ist begründet in dem stärkeren Zug der mittleren Platte gegenüber der dorsalen. Aber auch die übrigen weitlumigen Elemente nehmen an der Gestaltveränderung teil und erfahren eine Streckung in der Richtung, in der die Kraft wirkt.

Adhäriert ein Blattquerschnitt mit seinen beiden Flügeln am Objektträger, so kann man durch abwechselndes Anhauchen und nachfolgendes Eintrocknenlassen den breiteren Rippenteil sich ausdehnen und zusammenziehen lassen, letzterer erscheint dann wie ein schwerer Körper, den man an mehreren Gummibändern aufgehängt hat.

Mit diesen Darlegungen glaube ich den Nachweis erbracht zu haben, daß die transversalen Bewegungen des Blattes von Dawsonia superba Grev. lediglich auf das Verhalten der Sklerenchymplatten zurückzuführen sind.

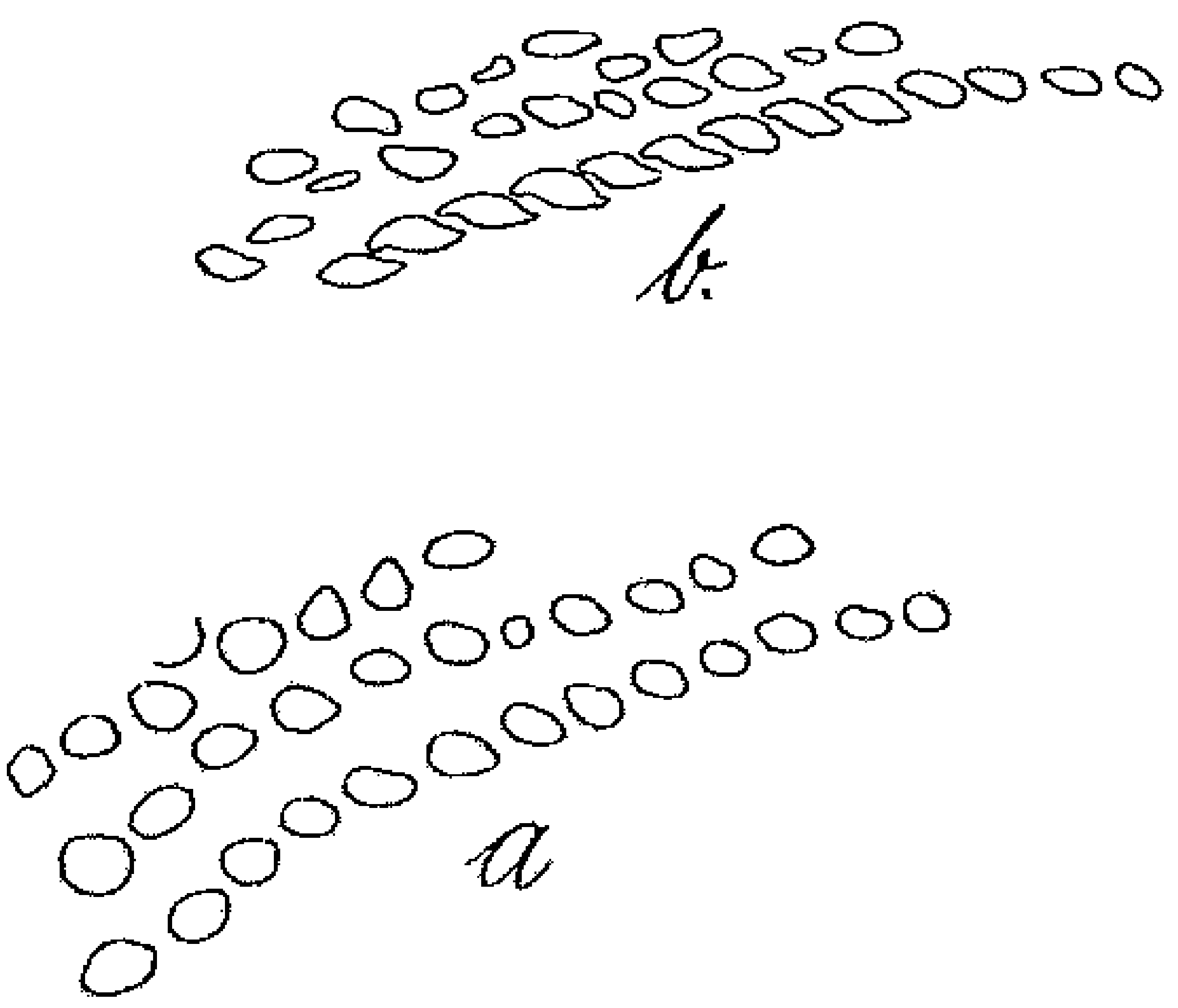


Fig. 10.

Betrachtet man mit einer guten Lupe oder bei schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop ein turgeszentes oder trockenes Blatt des ausgesprochen xerophilen Polytrichum piliferum Schreb. von der Bauchseite, so sieht man, daß die hier sehr breiten Laminarsäume bis auf einen schmalen Spalt die Lamellenschicht überdecken. Viele exotischen Arten wie Polytrichum aristiflorum Mitt., brachypyxis C. Müll., rhacomitrium C. Müll., pallidicaule C. Müll., nanoglobulus C. Müll. u. a. stimmen in dem genannten Punkt mit unserer einheimischen Art überein. Alle diese Arten haben die bei Polytrichum juniperinum Willd. und strictum Jenks. noch zu beobachtende Bewegungsfähigkeit ihrer einschichtigen Blattseitenflächen ganz oder besser gesagt fast ganz eingebüßt¹).

Um über die Frage der Bewegungsfähigkeit Klarheit zu erlangen, operierte ich in derselben Weise wie mit den Blattquerschnitten von Dawsonia superba Grev. Ich habe sehr zahlreiche Versuche angestellt und immer dasselbe Resultat erhalten, zudem bezogen sich meine Ex-

---

1) Siehe F. Quelle, Zur Biologie der Polytrichaceen in „Mitteilungen des Thüringischen Botanischen Vereins, Heft XIX". Der Verf. berichtet im wesentlichen einige Angaben Kerners.

perimente nicht nur auf Polytrichum piliferum Schreb., sondern auch auf alle obengenannten exotischen Formen.

Fig. 11 *a* und *b* bringt die Umrisse eines Querschnitts durch das Blatt von Polytrichum nano-globulus C. Müll., das unserem Polytrichum piliferum Schreb. habituell sehr ähnlich ist, im trockenen (*a*) und turgeszenten Zustand (*b*). Ein Vergleich beider Figuren lehrt, daß die Laminarteile Bewegungsfähigkeit besitzen. In der Trockenheit berühren die einschichtigen Zellflächen fast die Endzellen der Lamellen (*a*) und lassen nur einen schmalen Spalt zwischen sich, in der Trockenheit dagegen biegen sie sich nach oben, wodurch eine bedeutende Erweiterung des Spaltes herbeigeführt wird (*b*). Ich werde versuchen, für diese Bewegungserscheinungen eine ausreichende mechanische Erklärung zu geben.

Vergleichen wir einen Blattquerschnitt von Polytrichum commune L. (Fig. 12 *a*) mit einem solchen von Polytrichum piliferum Schreb. (Fig. 12 *b*), so fällt sofort der Unterschied in der räumlichen Ausbildung der beiden Sklerenchymplatten in die Augen. Bei erstgenannter Art übertrifft der dorsale Strang den ventralen ungefähr um das doppelte, bei Polytrichum piliferum Schreb. dagegen ist wie bei allen Arten dieses Typus die dorsale Partie außerordentlich stark ausgebildet, sie beherrscht den größten Teil der Rippe und reicht bis zur Lamina.

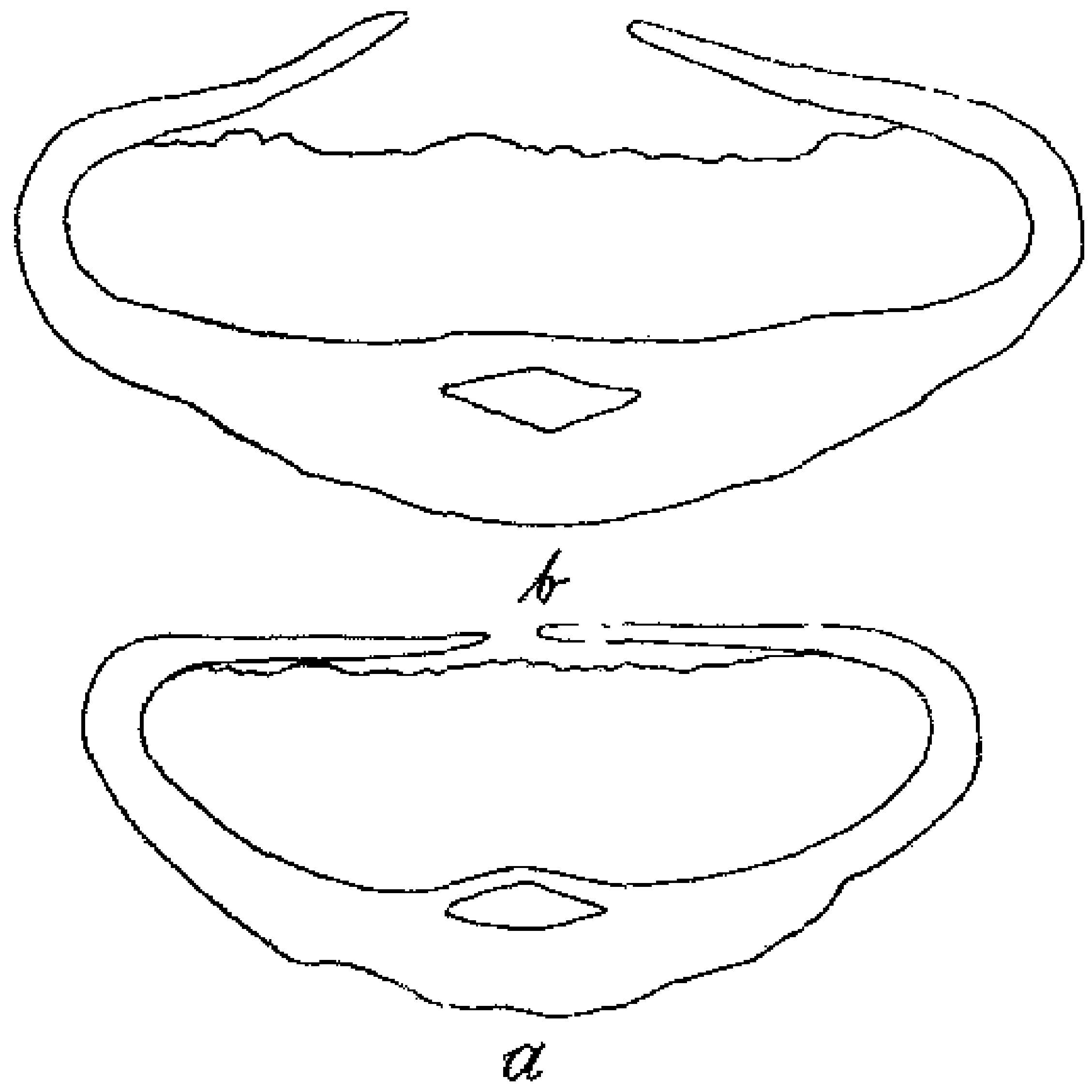


Fig. 11.

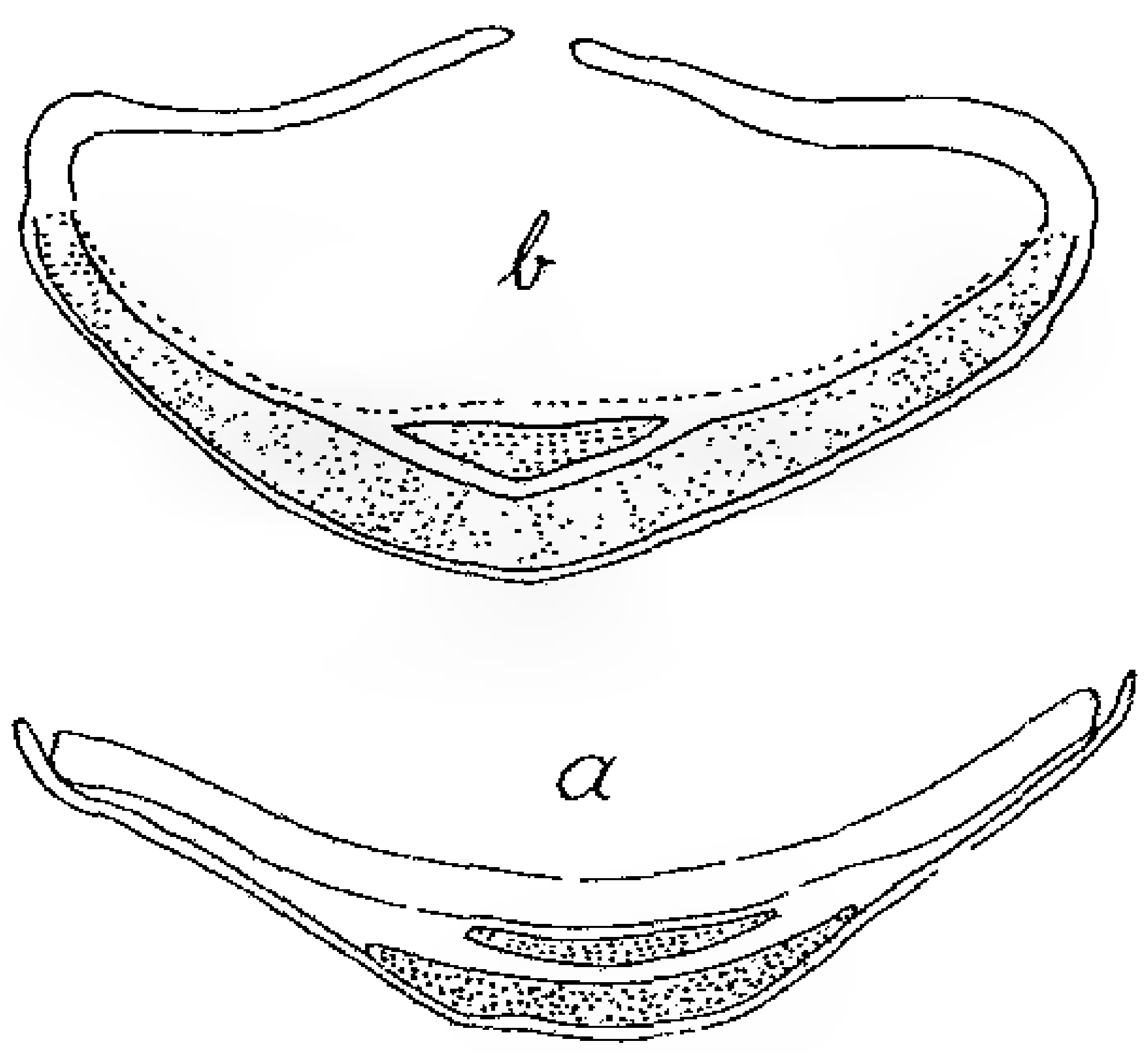


Fig. 12.

An zahllosen Querschnitten durch die Blätter von über 120 Arten von Polytrichum konnte ich nun feststellen, daß das dorsale Sklerenchymbündel in der Symmetrielinie des Blattes meist viel schwächer ausgebildet ist als in den benachbarten Seitenteilen. Zur Orientierung sei auf Fig. 13 verwiesen, welche einen Querschnitt durch die linke Blatthälfte von Polytrichum commune L. mit Ausnahme des äußersten Blattflügels und der Lamellen darstellt. Der Buchstabe *a* verweist auf die schwächste Stelle der Rückenplatte in der Mediane des Blattes. Man sieht deutlich, daß nach beiden Seiten hin die Sklerenchymplatte an Umfang zunimmt und da die größte Ausdehnung erfährt, wo die linke Hälfte der ventralen Platte endigt (*b*). Was hier von Polytrichum commune L. gesagt ist, gilt von fast allen der von mir untersuchten sehr zahlreichen Arten der formenreichen Gattung, mit Ausnahme mehrerer Arten vom Typus des Polytrichum piliferum Schreb. Es kann wohl behauptet werden, daß beiden anatomischen Eigentümlichkeiten eine gewisse Gesetzmäßigkeit innewohnt. Noch besser als bei Fig. 13 tritt die Verstärkung des dorsalen Sklerenchymgewebes an der oben näher bezeichneten Stelle an einem Querschnitt durch das Blatt von Polytrichum tortipes Wils. hervor (Fig. 14 *a* etwas schematisch).

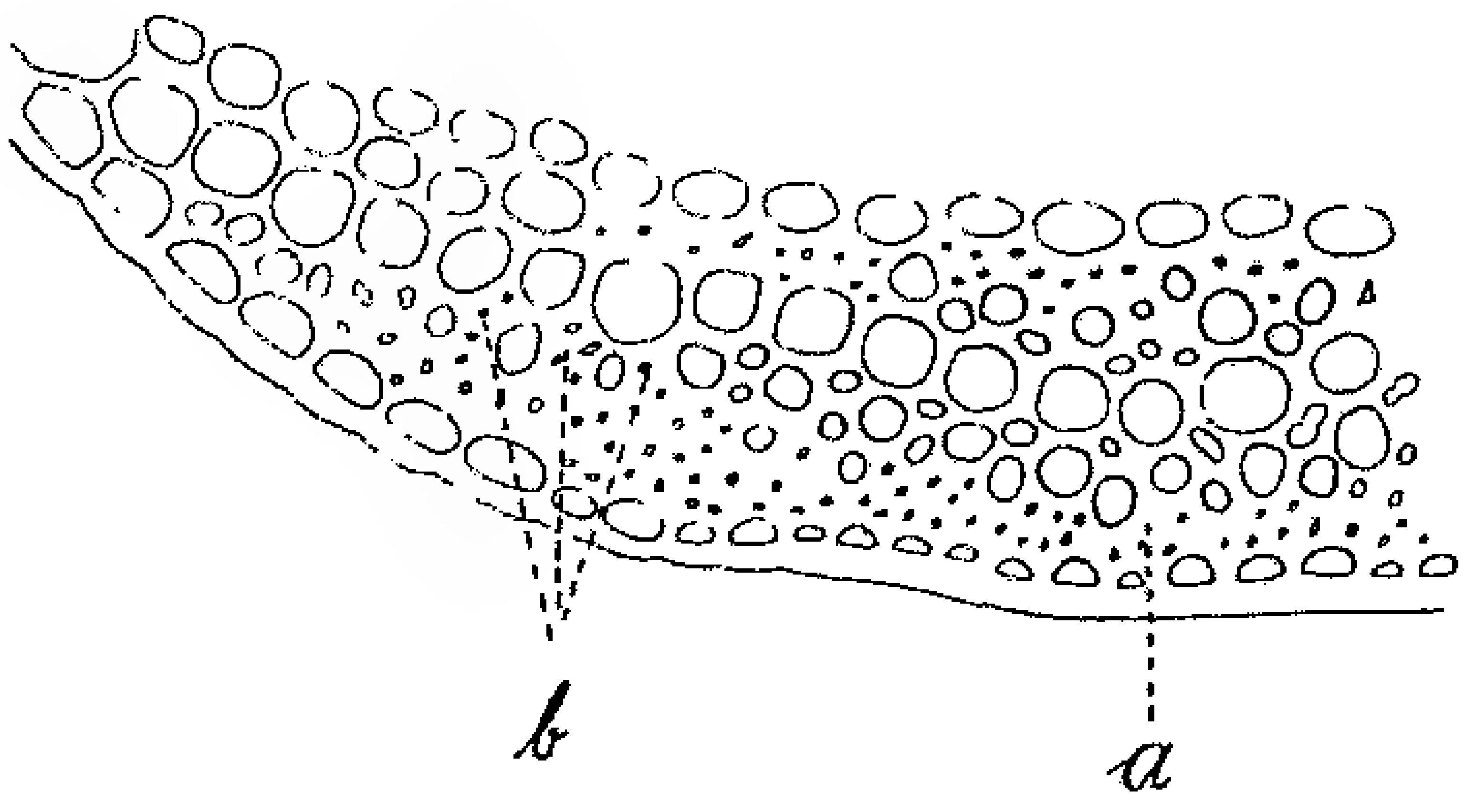


Fig. 13.

Auch noch in einem andern Punkte besteht im anatomischen Aufbau der Blätter von Polytrichum-, Pogonatum- usw. -Arten eine gewisse Übereinstimmung. Fast überall ließ sich der Nachweis führen, daß die Wände der Zellen zwischen den äußersten Enden der Ventralplatte und dem dorsalen Bündel stärker verdickt sind, als die Membranen der entfernter liegenden Elemente.

In den folgenden Darlegungen soll nun, wie es bereits oben hinsichtlich Dawsonia superba Grev. geschehen ist, eine mechanische Erklärung für die Entstehung der Konkavität an der Bauchseite der Blätter der Polytrichaceen gegeben werden. Es handelt sich aber nur um solche Blätter, die von zwei Sklerenchymplatten durchzogen werden, Formen mit drei Bündeln, wie Pogonatum macrophyllum D. et M. kommen jetzt nicht in Betracht.

Die ventralen Grenzlinien in Fig. 11 *a* und *b* unterscheiden sich wesentlich in ihrer Gestalt, und zwar zeigt ein flüchtiger, vergleichender Blick, daß die Grenzlinie von Fig. 11 *a* in dem der Lamellenschicht angehörigen Teile stärker gekrümmt ist als in Fig. 11 *b*. Bei Polytrichum nano-globulus C. Müll. und allen Polytrichaceenblättern ist nun die schwächere Stelle in der Mediane des dorsalen Bündels als ein Gelenk anzusehen, um das sich die beiden Flügel des Blattes bei Wasserverlust etwas drehen. Diese Drehung — nicht um einen Punkt natürlich —

wird verursacht durch die ventrale Platte, deren Zugkräfte an den stärker ausgebildeten Teilen der dorsalen Platte ihre Angriffspunkte haben. Der Rückenbündel funktioniert hier genau so, wie bei Dawsonia superba Grev., ihm entspricht die einseitige mechanische Verstärkung an der Rückenseite des peripherischen Hohlzylinders in Stämmchen von Leptodon Smithii Mohr. (Siehe die schematische Fig. 15. Dorsale Platte punktiert, ventrale Platte schwarz. Mechanisch schwächere Stelle in der dorsalen Platte *a*, Angriffspunkte der ventralen Zugkräfte der ventralen Platte *b b*; Richtung, in welcher die Zugkräfte wirken, durch Pfeile angegeben; Ventrallinie *d d*.)

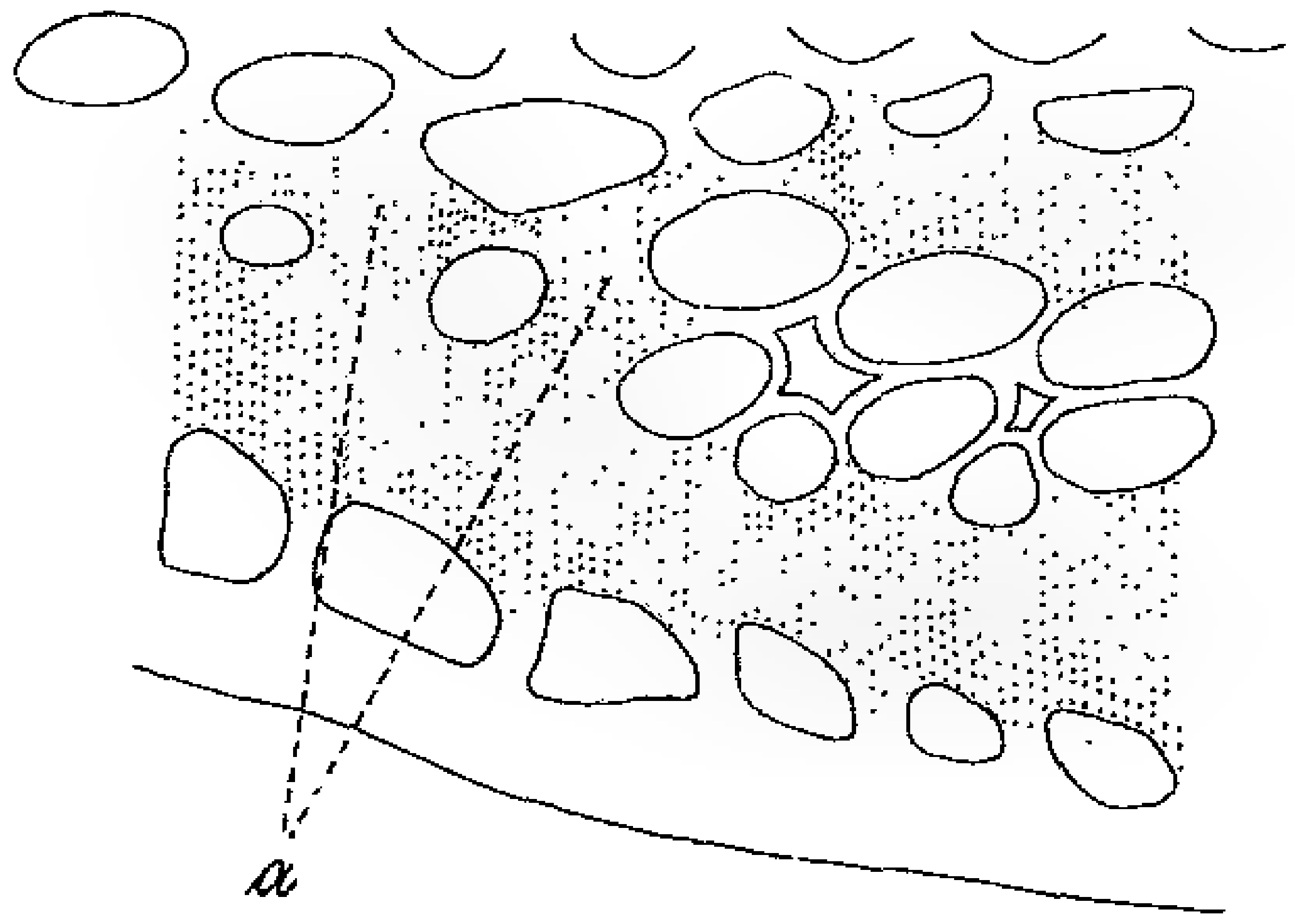


Fig. 14.

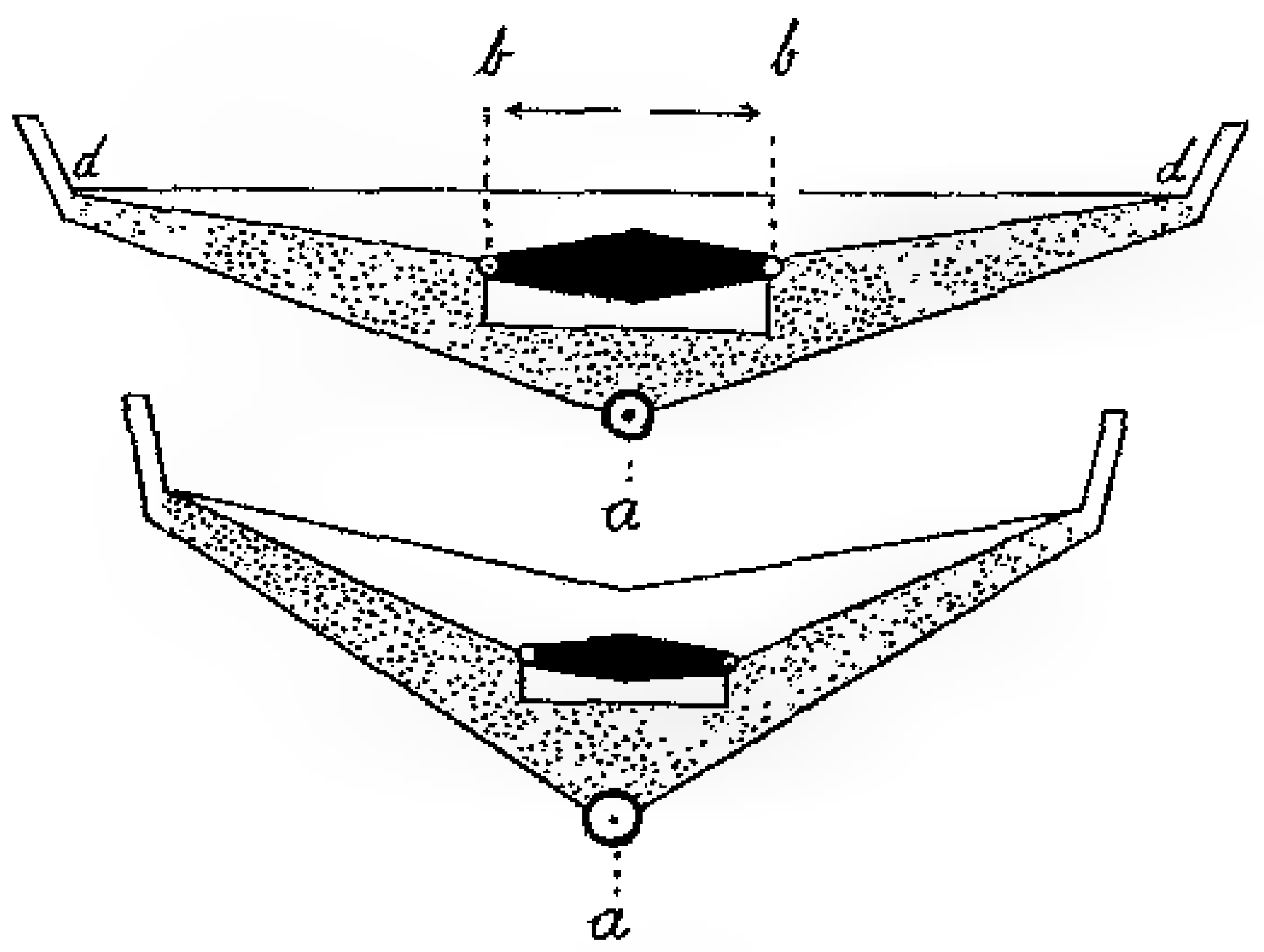


Fig. 15.

Bei Verlust des Wassers führen aber auch die Laminarteile des Blattes von Polytrichum nano-globulus C. Müll. eine selbständige Bewegung aus (s. Fig. 11 *a* u. *b*.). Den Grund hierfür finde ich in der einseitigen Verstärkung aller Wände der Rückenseite. Hierin stimmt diese Art mit allen vom Typus des Polytrichum piliferum Schreb. und auch mit den systematisch fernstehenden Arten von Barbula, z. B. ambigua B. et S., aloides B. et S. u. a. überein. Tritt Wasserverlust ein, so veranlassen die sich stärker zusammenziehenden Wände der Bauchseite der Lamina eine Annäherung der Blattränder, die Folge davon ist die Verengung des Spaltes. Hier, wie in den früher besprochenen Fällen ruft das schwächere, mechanische System die Bewegung hervor, wogegen bei Wasserzufuhr die kräftigeren Gewebeteile in Funktion treten, beide sind im besten Sinne des Wortes Antagonisten. Ergänzend möchte ich noch hinzufügen, daß die Entstehung der Ausbauchung an der Ventralseite des Blattes nicht ausschließlich der Kontraktion des Ventralstranges zugeschrieben werden darf. Die zarteren Gewebe an der Oberseite veranlassen, sobald sie ihr Wasser verlieren, in Verbindung mit der Ventralplatte die Entstehung der endgültigen Krümmung.

Die longitudinalen und transversalen Bewegungen, welche die Blätter vieler Polytrichen bei Verlust der Turgeszenz ausführen, sind seit langer Zeit bekannt und haben das Interesse zahlreicher Forscher in Anspruch genommen. Die Resultate, welche durch die Untersuchungen anatomischer Art und teilweise durch Versuche zutage gefördert wurden, weichen aber in vielen Punkten voneinander ab, so daß es sich wohl der Mühe lohnte, noch einmal der Sache nachzugehen.

Firtsch[1]) ist wohl der erste gewesen, der den Versuch gemacht hat, für die eigentümliche Krümmung der Blattspreite von Polytrichum juniperinum Willd., die sich bei dem Übergang des Blattes aus der Feucht- in die Trockenstellung geltend macht, eine Erklärung zu geben. Er führt die Erscheinung auf das verschiedenartige Schrumpfungsvermögen der beiden die Rippe durchziehenden Sklerenchymplatten zurück. Diese Krümmung ist aber meines Erachtens ganz unabhängig von der höchst auffälligen und ausgiebigen longitudinalen Bewegung, welche die Spreite an der Übergangsstelle zur Scheide — diese Stelle als Gelenk betrachtet — ausführt. Was den Krümmungsvorgang des Spreitenteils bei Verlust der Feuchtigkeit anbelangt, so halte ich auf Grund sehr zahlreicher Beobachtungen an einem großen Material die Deutung des Vorgangs durch Firtsch für richtig, stimme aber auch Stolz[2]) bei, „daß — besonders, was das Tempo der Bewegung und die fixe Lage in der Feucht- und Trockenstellung anbetrifft, auch die parenchymatischen Elemente des Blattes bei dem Zustandekommen der Krümmungsbewegung der Blattfläche mitbeteiligt sind“.

Durch die Untersuchungen von Bastit[3]) wurde unsere Kenntnis von der Bewegung des Polytrichumblattes um keinen Schritt gefördert. Bastit beschreibt die Vorgänge bei der Eintrocknung des Blattes von Polytrichum juniperinum Willd., gibt aber eine Erklärung, die keine ist, denn daß die longitudinalen und transversalen Bewegungen auf der Zusammenziehung bezw. Turgeszenz des Blattgewebes beruhen, versteht sich von selbst. Worauf sollten sie denn zurückgeführt werden?

Stolz hat das Verdienst, nachgewiesen zu haben, „daß die gelenkartige Bewegung der Spreite auf dem Vorhandensein eines eigenartigen Schwellgewebes beruht,“ das an der Übergangsstelle von Scheide und Spreite liegt. Ich war in der angenehmen Lage, ein reichhaltiges Poly-

---

1) Firtsch, in Bericht der deutschen botan. Gesellschaft, Bd. I.

2) Friedrich Stolz, Zur Biologie der Laubmoose. Nach dem Tode des Verfassers veröffentlicht von K. Giesenhagen in Flora 1902, Heft 2, S. 305—315.

3) Bastit, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des Mousses in Revue générale de Botanique, T. III, 1891.

trichaceenmaterial auf dieses Schwellgewebe hin untersuchen zu können und gewann auf Grund mikroskopischer Studien die Überzeugung, daß die Angaben von Stolz[1]) keiner Korrektur bedürfen. Auch die Richtigkeit der übrigen Ausführungen kann ich nur bestätigen.

Ein vorzügliches, gut umgrenztes und schon bei schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop wahrnehmbares Schwellgewebe konnte ich bei allen Polytrichaceen nachweisen, deren Blätter zwei scharf von einander getrennte Teile, die Spreite und Scheide, unterscheiden lassen. Hierher gehören die Arten von Dawsonia, Lyellia crispa Hook, Polytrichadelphus, Trichopilum, sehr zahlreiche Polytrichum- und Pogonatumarten. Unsere einheimischen Polytrichum- und Pogonatumformen besitzen fast alle ein gut ausgebildetes Schwellgewebe. Es ist klar, daß wir gerade bei solchen Polytrichaceen das Vorhandensein eines gut umgrenzten Schwellgewebes erwarten müssen, deren Blätter in der Feuchtstellung an der Gelenkstelle zwischen Scheide und Spreite eine scharfe Einknickung besitzen. Wo diese fehlt oder weniger deutlich hervortritt, zeigt auch das Schwellgewebe nicht die vorzügliche Ausbildung und scharfe Umgrenzung. Viele Polytrichaceen, wie die Arten von Catharinaea, ermangeln des Schwellgewebes vollständig; der Raum gestattet es nicht, die zahlreichen, in diese Gruppe gehörigen exotischen Arten namentlich aufzuführen.

Es liegt die Frage nahe, zu welchem Teil des Blattes, ob zur Spreite oder zur Scheide, man das Schwellgewebe zu rechnen habe.

Um diese Frage zu beantworten, untersuchte ich zunächst die Perichätialblätter von Polytrichum juniperinum Willd. Die innersten, bei einem Exemplar deren vier, ließen eine Sonderung in Scheide und Spreite nicht erkennen. Entwickelt war nur der Scheidenteil nnd zwar sehr bedeutend. Die beiden zunächst nach außen folgenden Perichätialblätter zeigten sehr gut eine allerdings minimale Spreitenentwicklung und damit auch eines Schwellgewebes.

An den Niederblättern dieser Art konnte ich kein Schwellgewebe nachweisen; es fehlt ihnen die Spreite und somit auch das dieser angehörige Schwellgewebe. Mit dem allmählichen Übergang der Niederblätter in Laubblätter ist eine fortschreitende Entwicklung des Spreitenteils verbunden, mit diesem stellt sich auch das Schwellgewebe ein.

Es drängt sich weiter die Frage auf: Führen die Niederblätter, die einen Spreitenteil nicht ausbilden, Bewegungen aus, gibt es bei ihnen eine Feucht- und Trockenstellung? Diese Frage ist zu verneinen, die Blätter bewegen sich nicht.

---

1) Friedrich Stolz in Flora 1902, pag. 312—315.

Morphologisch gehört also das Schwellgewebe zum Spreitenteil.

Auch an den Perigonialblättern der männlichen Blüten vieler Polytrichumarten konnte ein Gewebe, das die Bezeichnung „Schwellgewebe“ verdiente, nicht beobachtet werden. Bei Verlust des Wassers führen die Perigonialblätter, nachdem sie sich der Funktion des Antheridienschutzes und des Ansammelns von Wasser entledigt haben, keine Bewegungen aus. Der Spreitenteil, der bei den Laubblättern die Drehung in longitudinaler Richtung ausführt, ist bei dieser Art von Blättern nur sehr wenig oder gar nicht entwickelt.

Untersucht man bei Polytrichum commune L. mit einer guten Lupe die Gegend am Übergang von Spreite zur Scheide, indem man an dem obersten, vollständig ausgebildeten Blatt beginnt und nach unten fortschreitet, so findet man, daß die Färbung des Schwellgewebes an den oberen Blättern grünlichgelb, an den unteren dagegen tiefbraun ist. Das Schwellgewebe erreicht nämlich erst seine endgültige Ausbildung an älteren, also am Stämmchen tiefer inserierten Blättern, in grünlichgelber Färbung ist es noch nicht vollständig ausgebildet, es fehlt ihnen nämlich die Sprödigkeit, die seine Schwellfähigkeit bedeutend erhöht. Der hohe Grad von Sprödigkeit des tiefbraunen Schwellgewebes von Polytrichum commune wird auch durch die Erfahrung bewiesen. Ältere Blätter brechen nämlich leicht an der Übergangsstelle von Scheide zu Spreite ab.

Giesenhagen hat auf Grund der Untersuchungen von Stolz in dieser Zeitschrift (1902 pag. 305—315) über Lage, Wirkungsweise und Anatomie des Schwellgewebes des Polytrichumblattes einen ausführlichen Bericht erstattet. Ich bin in der angenehmen Lage, die Richtigkeit der detaillierten Mitteilungen Giesenhagens bestätigen zu können. „Die Wirksamkeit dieses Schwellgewebes, sagt genannter Forscher, besteht nur darin, daß die über der Mittelrippe liegende Partie durch ihre Dehnung bei Wasseraufnahme die Blattspreite an der Gelenkstelle nach außen überbiegt“.

Über die Bedeutung des eigentümlichen Schwellgewebes kann also wohl kein Zweifel mehr obwalten. Es bleibt aber noch die Frage zu beantworten, auf welchen Veränderungen dieses Gewebes nun die longitudinale Blattspreitenbewegung beruht, sobald der Wasserverlust eintritt. Es läßt sich der Vorgang unter dem Mikroskop sehr gut beobachten; sobald man ein wasserentziehendes Reagens dem unter dem Deckglas ausgebreiteten Blatt zusetzt, machen sich eigentümliche Bewegungen und Schiebungen in der Oberfläche des Schwellgewebes geltend. Die dicken Wände (Fig. 16 u. 17) nähern einander sehr, so daß das zuvor ziemlich weite Lumen der Zellen auf ein Minimum reduziert ist. In den meisten Fällen schieben sich diese stark verdickten Membranen derart in das Lumen der Zelle hinein, daß schließlich von diesem überhaupt nichts mehr zu sehen ist. Die vorher deutlich sichtbaren Zellen des Schwellgewebes sind nach der Kontraktion oft kaum in ihren Grenzlinien wiederzuerkennen, das Schwellgewebe, von oben betrachtet, ist eine unauflösbare Gewebepartie geworden. Es wird dies durch eine besondere Einrichtung ermöglicht. Der größte Teil der Schwellgewebezellwände ist nämlich stark verdickt (Fig. 16 u. 17). An vielen Stellen jedoch zeigen sich sehr dünne Wandpartien, und auf diesen beruht die Fähigkeit der dickeren Wandteile, sich in den Hohlraum der Zellen hineinzudrängen. Sobald der Wasserverlust eintritt, erfahren diese zarten Membranstücke unter dem Einfluß der dickeren Wandteile überall Einknickungen, sie geben nach, legen sich in Falten und gestatten so, daß die dicken Membranen sich aneinander legen. Es findet also an der Oberseite des Blattes, an der Übergangsstelle von Scheide zu Spreite eine bedeutende Verkürzung statt. An der Unterseite des Blattes ist dies aber nicht in dem Maße der Fall, die stark verdickten Membranen der Epidermiszellen der Blattunterseite und das äußere Sklerenchymbündel (Fig. 18) verkürzen sich bei Wasserverlust nur wenig, es muß also eine Überbiegung eintreten. Mit Bastit halte ich die Cuticula und die sklerosierten Hypodermschichten für Tissus de résistance [1]).

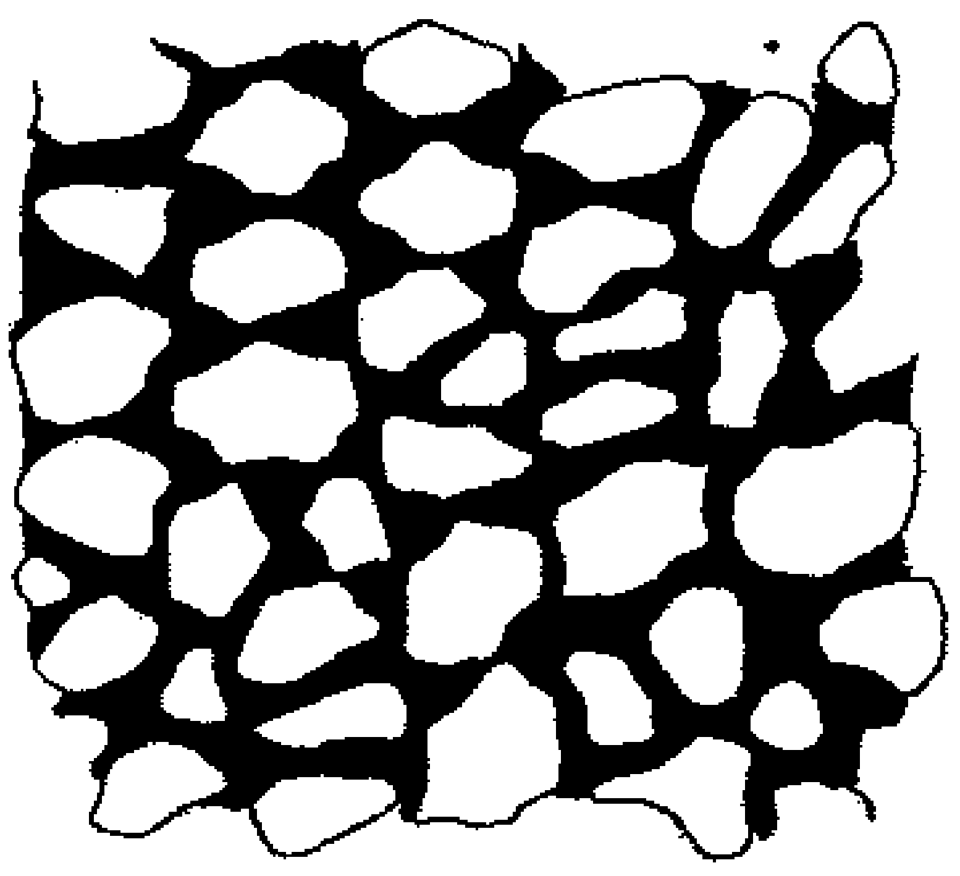


Fig. 16. Schwellgewebe von Polytrichum purpurescens Hampe.

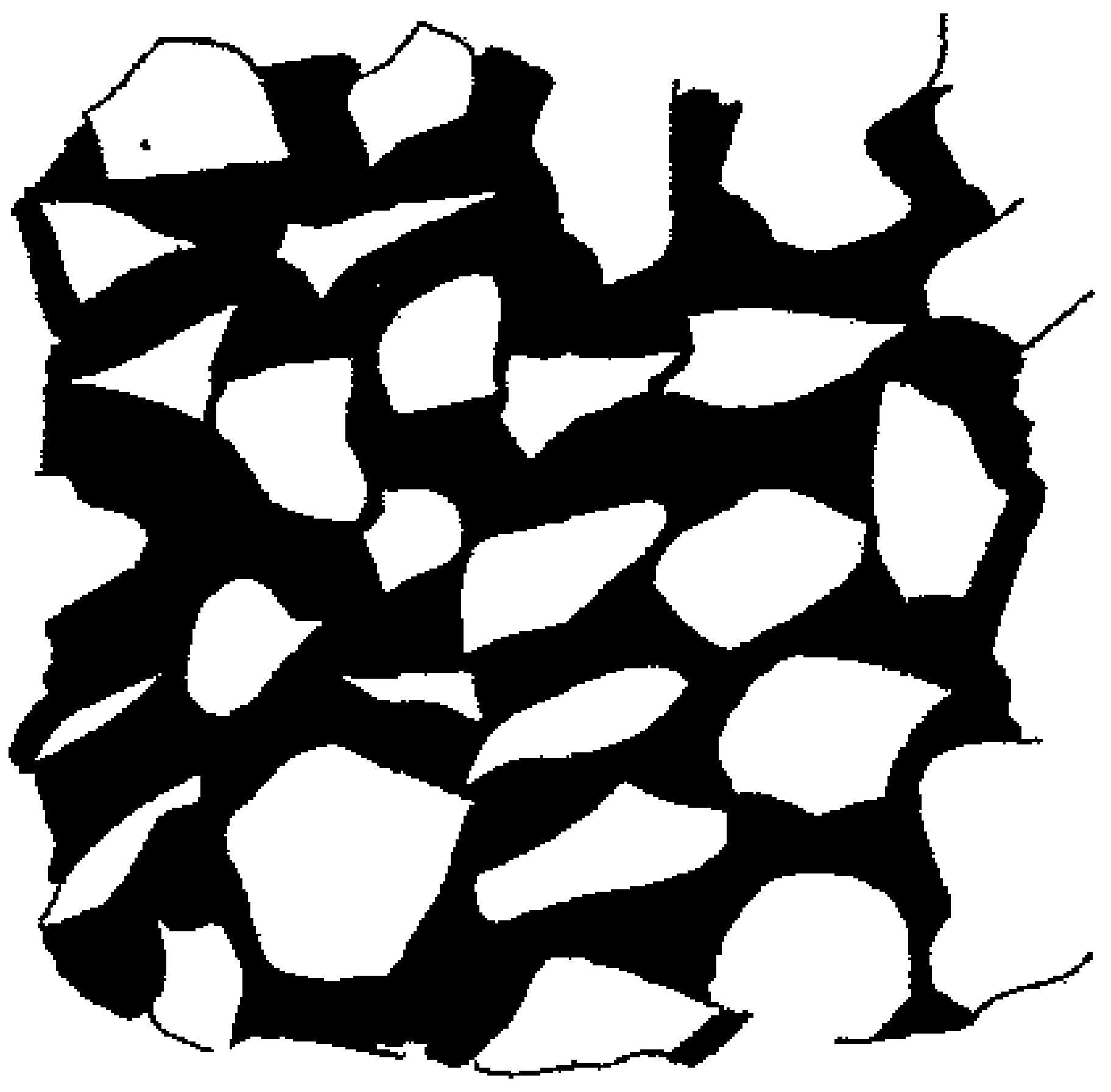


Fig. 17. Schwellgewebe von Trichopilum simense B. et S.

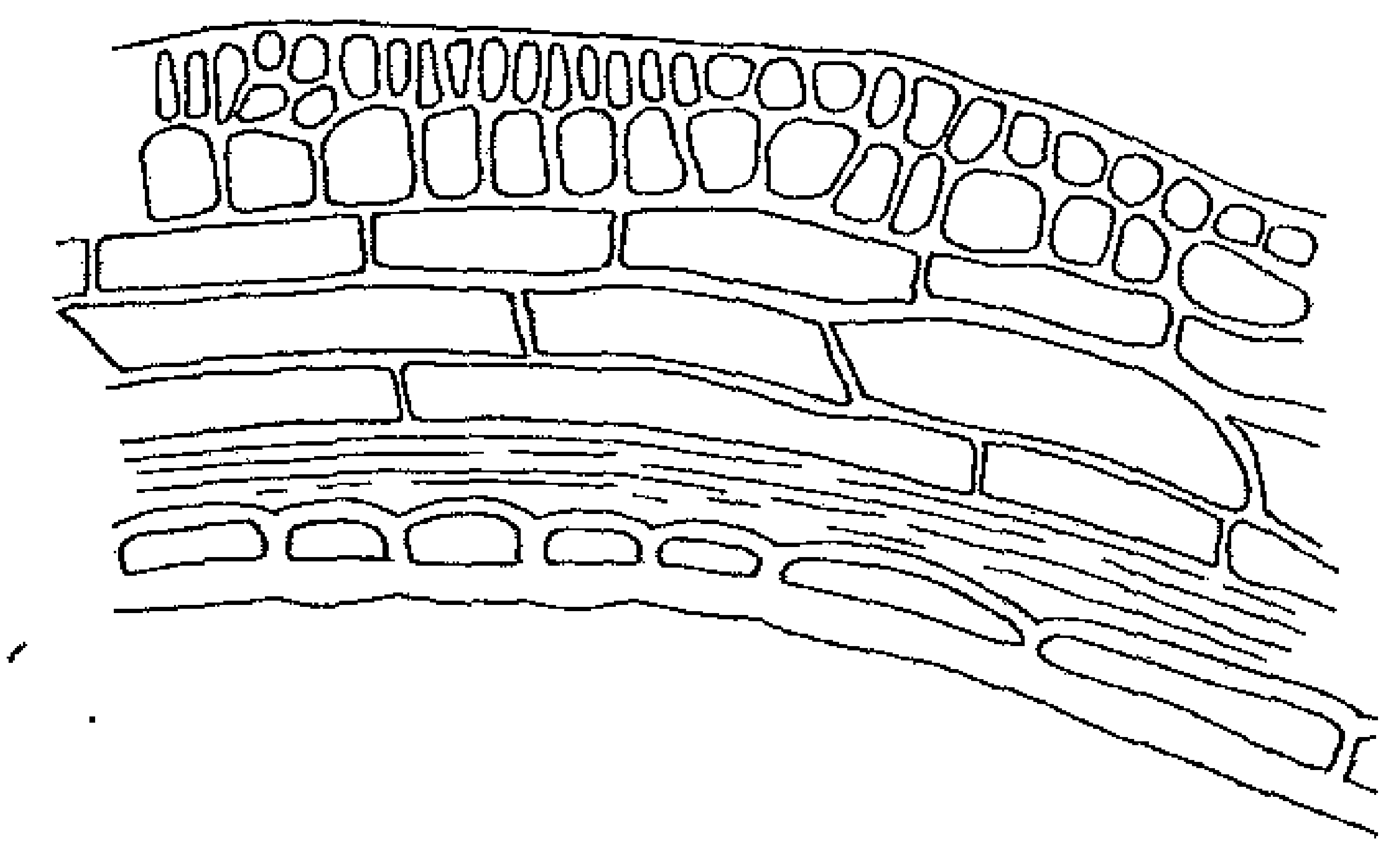


Fig. 18.

Im Gegensatz zu Stolz möchte ich doch den beiderseits von der Mittelrippe gelegenen Schwellgewebepartien auch einen Anteil an der

---

[1]) Cfr. Flora 1902, Heft 2, pag. 312.

Gelenkbewegung zuschreiben. Die äußersten Partien allerdings scheinen „für die auszuführende Bewegung den nötigen Spielraum zu schaffen".

Im allgemeinen nimmt die Mächtigkeit des Schwellgewebes vom Blattrande nach der Mitte hin zu. An Längsschnitten, die parallel zur Mittelrippe, ohne diese zu berühren, geführt wurden, können bei Polytrichum communae L. vier bis fünf Schichten gezählt werden (Fig. 19). Ich möchte auf die zarten Membranen an der Übergangsstelle von Scheide und Spreite (*a*), auf die größere Zahl der Zellen an der Oberseite des Spreitenteils (*b*) und die dünnen Querwände des einschichtigen Scheidenteils (*c*) hinweisen. Ohne Zweifel stehen diese anatomischen Einzelheiten mit der Blattbewegung in irgend einer Beziehung. Fig. 20 führt einen Längsschnitt (parallel der Mittelrippe) aus den Seitenpartien des Blattes derselben Art vor Augen. Wir haben nur zwei bis drei Schichten, von denen eigentlich nur die obere (*o*) als die wirklichen Schwellgewebezellen angesehen werden dürfen, dasselbe gilt auch von Fig. 26. Auf Längs- und Querschnitten treten die dunkleren und helleren Nuancen des Braun in den Wänden des Schwellgewebes gut hervor. Die stärkste Bräunung kommt den Wänden der oberen Zellen zu, diese sind am sprödesten und in ihnen liegt die Kraft verborgen, auf der die Spreitenbewegung beruht.

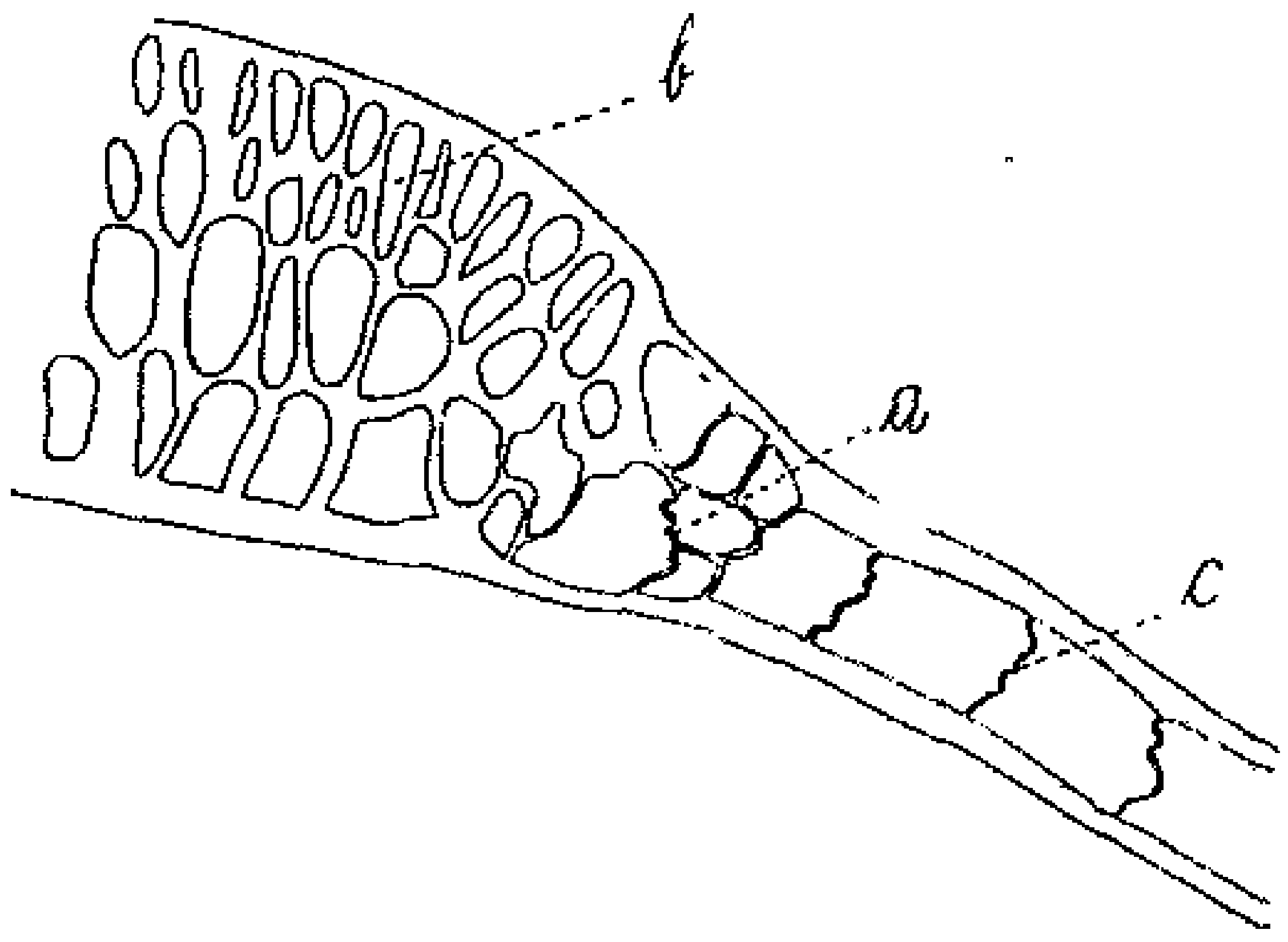


Fig. 19.

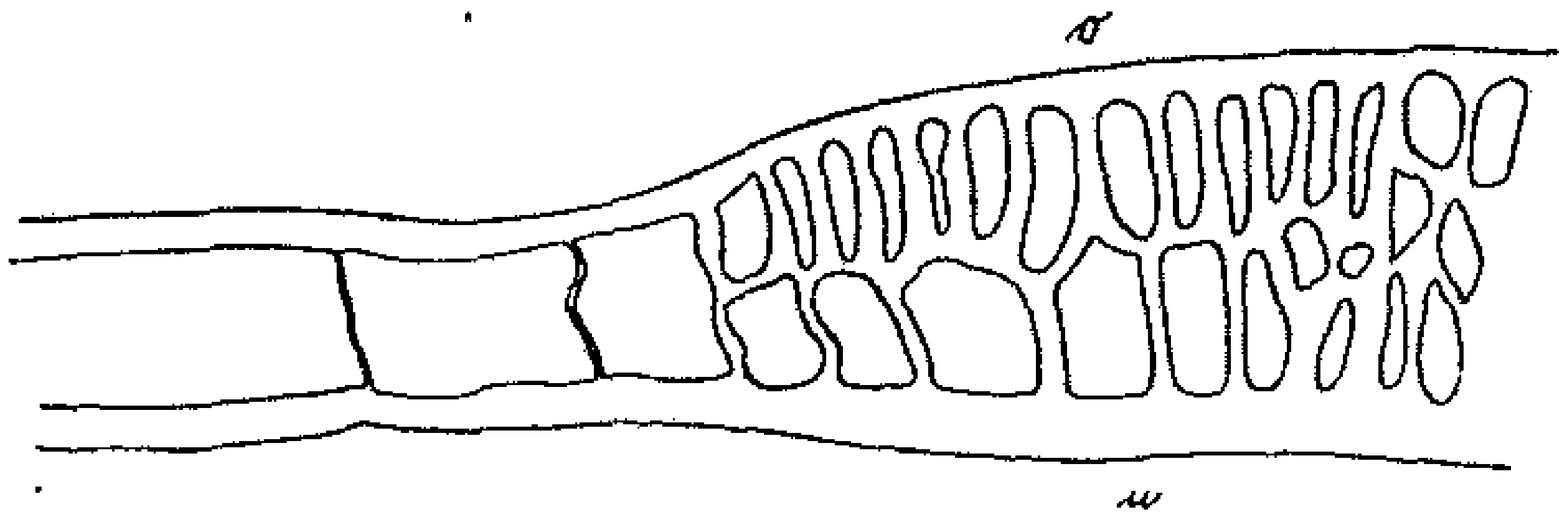


Fig. 20.

# Das mechanische System der Blätter, insbesondere der Stämmchenblätter von Sphagnum.

Von Dr. **Wilhelm Lorch.**

(Mit 11 Textfiguren.)

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die verschiedenartigen Verdickungen an den Innenflächen der Membranen der Wasserzellen von Sphagnum zur Aussteifung der letzteren dienen. Bei Eintrocknung wird durch sie der Zusammenfall der Zellen verhindert. Russow[1]) hat sich speziell mit der Erforschung des mechanischen Systems der Zellen von Sphagnum beschäftigt. Bei seinen Untersuchungen beschränkte er sich, soweit ich in Erfahrung bringen konnte, ausschließlich auf die fertigen Blätter, entwicklungsgeschichtlichen Angaben, ohne welche viele Einrichtungen nicht verstanden werden können, begegnete ich in keiner seiner Abhandlungen. In bezug auf die mechanische Festigung der Stengel- und Fruchtastblätter äußert er sich folgendermaßen[2]): „Im Vergleich mit den Astblättern sind die Fruchtast- und Stengelblätter von kurzer Funktionsdauer und während dieser meist ganz verdeckt, letztere von den abstehenden Ästen der Schopfblätter oder bei tieferer Insertion von den Astbüscheln; daher bedarf es hier keiner besonderen Schutz- und Aussteifungsvorrichtungen; in Übereinstimmung hiermit finden wir die Faserbildung in den Hyalinzellen nur selten und von schwacher Ausbildung." Welche Aufgabe den gestaltlich von den übrigen Blättern abweichenden Stämmchenblättern nicht nur bei Sphagnum, sondern bei zahlreichen anderen Laubmoosen meines Erachtens zufällt, glaube ich in einem Abschnitt über die Vielgestaltigkeit der Blätter bei den Laubmoosen noch darlegen zu können. Jedenfalls haben die Stämmchenblätter, wenn sie von den herabhängenden Ästen bedeckt werden, sich ihrer Aufgabe als schützender Organe bereits entledigt, denn solange die festgefügte Terminalknospe von ihnen gebildet wird, kann doch von herabhängenden Ästen, von welchen sie bedeckt sein sollen, keine Rede mehr sein, sie schließen ja als haupt-

---

1) Russow, Zur Anatomie resp. physiologischen und vergleichenden Anatomie der Torfmoose. Dorpat 1887.

2) pag. 11.

sächlichster Teil des Stämmchenendes noch die unentwickelten, kurzen, aufrechten Äste ein[1]). Im Gegensatz zu Russow bin ich der Ansicht, daß der mechanische Aufbau der Stengelblätter von Sphagnum einen ebenso hohen Grad der Ausbildung erlangt, wie bei den Astblättern. Es wäre auch gar nicht zu verstehen, warum die Stengelblätter, bei denen das hyaline System bedeutend stärker als bei den Astblättern entwickelt ist, nicht in demselben Maße die festigenden Einrichtungen wie letztere besitzen sollten[2]). Russow[3]) meint zwar, daß ihre assimilatorische wie wasseraufsaugende Kraft meist stark reduziert ist. Wenn auch einige für die Astblätter charakteristische Einrichtungen, wie die „umwallten Poren", fehlen, so sind dafür andere vorhanden, die trotz ihrer Einfachheit und Unauffälligkeit in ihrer festigenden und aussteifenden Wirksamkeit nichts zu wünschen übrig lassen. Der mechanische Aufbau muß ein anderer sein, er muß sich wesentlich von dem der Astblätter unterscheiden.

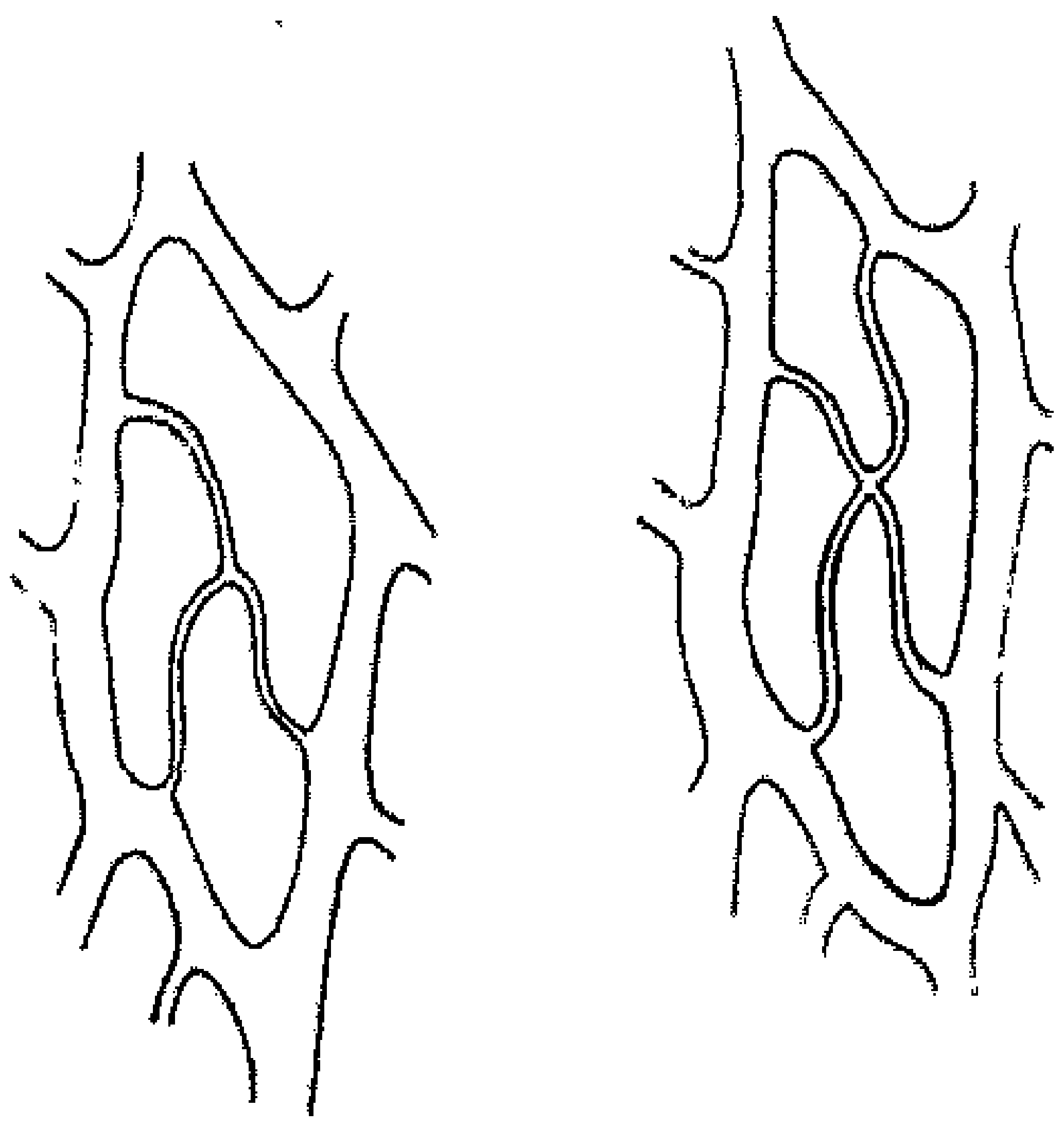


Fig. 1. Einige Zellen aus dem linken mittleren Teil des Stengelblattes von Sphagnum fimbriatum Wils.

Zunächst möchte ich solche Stämmchenblätter ins Auge fassen, welche Verbände von Wasserzellen ausbilden, denen man an Astblättern nicht begegnet. Diese Verbände setzen sich aus zwei oder mehreren Wasserzellen zusammen (Fig. 1). Die Chlorophyllzellen treten, wie ebenfalls aus Fig. 2 zu ersehen ist, gegen das Wassersystem stark zurück. Für die Aussteifung sorgen hier nicht besondere Wandverdickungen, deren Aufgabe übernehmen die Membranen, welche die einzelnen Wasserzellen trennen, außerdem die Wände der sie umschließenden Chlorophyllzellen.

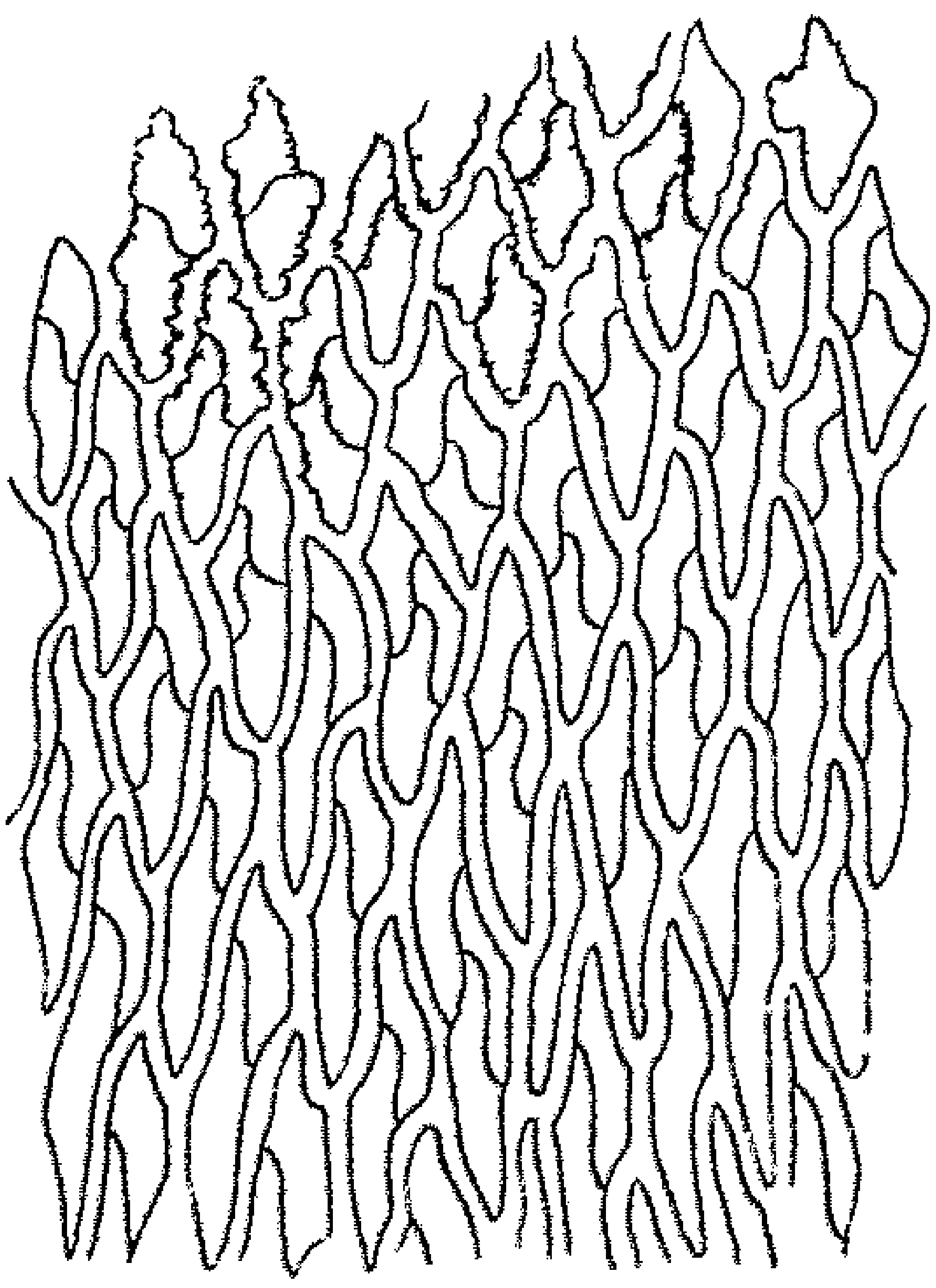


Fig. 2. Wasserzellenverbände im Stämmchenblatt von Sphagnum fimbriatum Wils.

---

[1]) Vergl. z. B. Schimper, Histoire naturelle des Sphaignes. Taf. IX.

[2]) Flora, Bd. 92, Heft I.

[3]) Russow, Zur Anatomie resp. physiologischen und vergleichenden Anatomie der Torfmoose. Dorpat 1887, pag. 12.

Welche Vollkommenheit dieses mechanische System der hyalinen Zellverbände besitzt, gelangt wohl durch Fig. 2 zu vollständiger Klarheit. Zunächst fällt die eigentümliche, meist schwach S-förmige Krümmung dieser Membranen auf. Allerdings stimmen sie in diesem Punkte mit den Membranen der Chlorophyllzellen oft, doch nicht immer überein. Stets setzen sich die Wände der Verbände annähernd in einem rechten Winkel an die Chlorophyllzellenmembranen an. Dieses Moment für sich allein beweist, daß wir es hier mit Wänden zu tun haben, die ausschließlich der Aussteifung dienen; sie verhindern, daß bei Austrocknung die Chlorophyllzellen den voluminösen Wasserzellenverband eindrücken. Je nach Bedürfnis finden wir die verschiedenartigsten Konstruktionen. Wenn es sich um mehr als zwei Wasserzellen bei einem Verbande handelt, deren Wände nicht in gleicher Richtung verlaufen, dann gibt in den meisten Fällen die Lage einer Membran, die sie zu den anderen Wänden einnimmt, zu erkennen, welche mechanische Aufgabe ihr im besonderen zufällt. Ich verweise auf Fig. 5 in Flora, Bd. 92, Heft I, pag. 90. Hier handelt es sich um zwei Verbände von Wasserzellen aus dem Stämmchenblatt von Sphagnum fimbriatum Wils., die von einer größeren Anzahl Chlorophyllzellen, deren kurze Wände nicht gezeichnet sind, umgeben werden. Der eine Verband besteht aus den Zellen *a*, *b*, *g*, *e*, *f*, der andere aus den Zellen *i*, *h*, *c*, *k*. Die Zellen *a*, *b* und *c* sind der Anlage nach Chlorophyllzellen. In dem Verbande *h*, *i*, *c*, *k* schiebt sich die Chlorophyllzelle *d* ein, der Wasserzelle *g* in dem anderen Verbande entsprechen die Zellen *h* und *i*. Wenn wir die Zellen *c*, *d*, *o*, *k* und *a*, *b*, *e*, *f* näher ins Auge fassen, so tritt die Verschiedenartigkeit der Konstruktionen in den beiden Verbänden scharf hervor, weil in dem einen Verband ganz andere Anforderungen an die Membranen gestellt werden als in dem anderen. Das Vorhandensein der Chlorophyllzelle *d* bedingt die Differenz. Außerdem trägt der Umstand dazu bei, daß in dem Verband links nur eine Zelle *(g)* vorhanden ist, wogegen dieser in dem anderen zwei Zellen *k* und *i* entsprechen. In jeder Beziehung auffällig und interessant sind die Membranen *l* und *m* wegen ihrer überaus charakteristischen Biegung. Die Wand *l* kehrt ihre Öffnung nach links, die Wand *m* nach rechts. In dem Bestreben, einander zu nähern, werden diese beiden Wände durch die kurze Membran *p* gehindert.

Man muß sich darüber wundern, daß in den annähernd rhombischen und quadratischen Wasserzellen des oberen Teils der Stengelblätter vieler Sphagna oft keine besonderen Aussteifungsvorrichtungen vorhanden sind. Ihre Ausbildung auf den Außenflächen solcher Wände, die später größtenteils oder ganz resorbiert werden, wäre auch durchaus unverständlich. Die Entwicklungsgeschichte lehrt nämlich, daß tatsächlich an den Membranen solcher Zellen keine Leisten oder sonstige Verstärkungen vor der Resorption hervorgebracht werden. Für sehr interessant halte ich die sehr oft beobachtete Tatsache, daß die Ausbildung der Rippen ganz und gar abhängig ist von der Entwicklung der Pore selbst. Es kommt, wie ich mit Sicherheit feststellen konnte, nie ein Wandstück zur Resorption, das bereits mit Rippen versehen ist, andernfalls würde auch die Zelle unnütz Material verwenden.

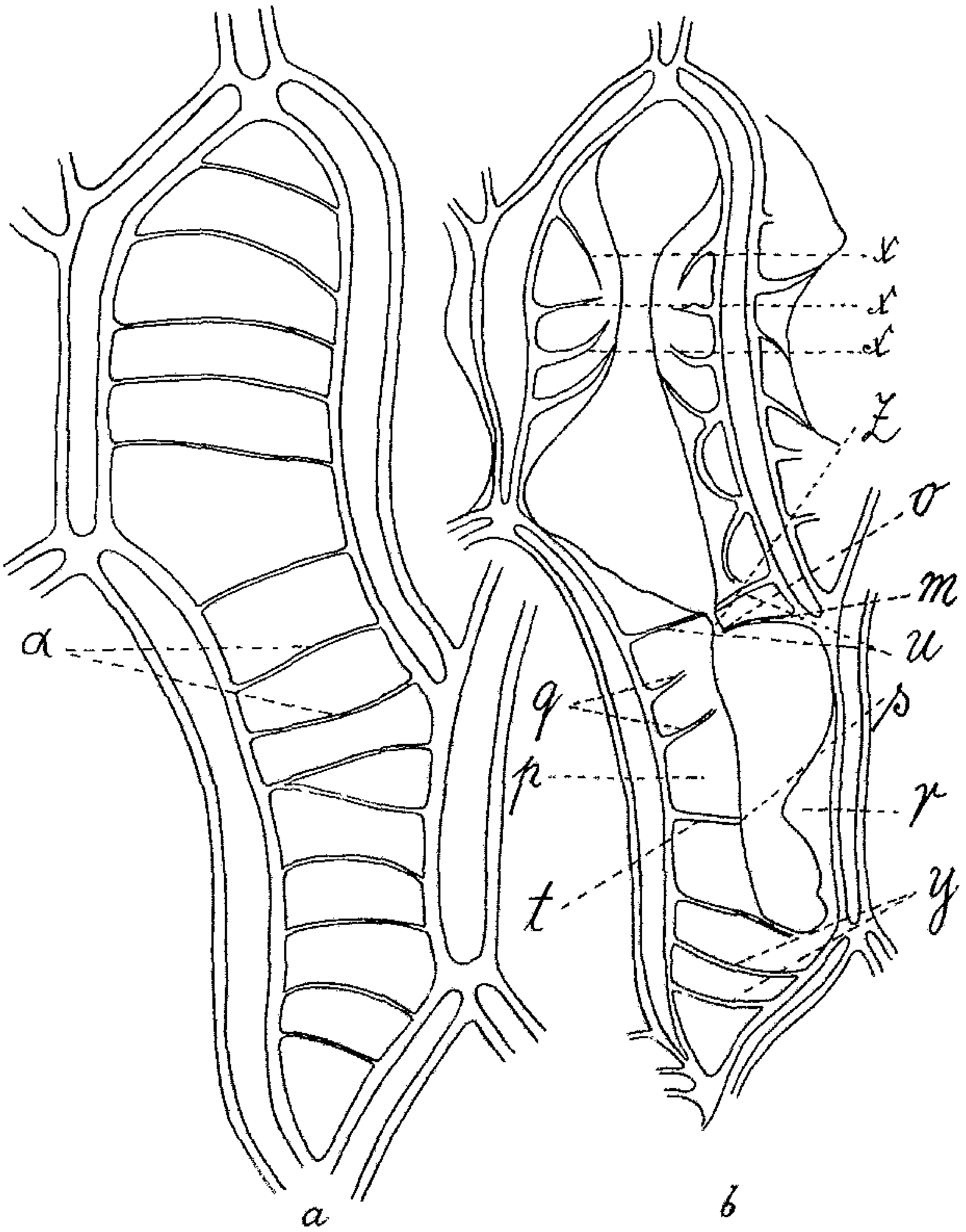


Fig. 3. Eine Wasserzelle von Sphagnum compactum Brid.

Fig. 3 bringt eine sehr stark vergrößerte, zum Zwecke der Veröffentlichung dieser Arbeit jedoch stark verkleinerte Abbildung einer Wasserzelle aus dem oberen Drittel des Stengelblattes von Sphagnum compactum Brid. Die Figur *a* links ist gezeichnet bei Einstellung des Mikroskops auf die Ober-, Figur *b* rechts mit Einstellung auf die Unterseite derselben Zelle. Erstere ist nicht perforiert, die Rippen erstrecken sich der ganzen Quere nach über die Membran (*a*). Figur *b* rechts zeigt eine eigentümlich geformte, die Wand fast der ganzen Länge nach durchsetzende Perforation zweiten Grades (die primäre, mit einer wohlausgebildeten Schwiele versehene Durchbohrung ist verschwunden). Im oberen Teil der Zelle laufen die Rippen von rechts und links in feine Spitzen aus (*x*), unten dagegen erstrecken sich deren zwei in guter Ausbildung quer über die erhaltene Membran (*y*). Die übrigen Rippen gehen nicht weiter nach innen, als zur Aussteifung der Membran erforderlich ist. Wo das Loch am engsten ist (*z*), springen von rechts und links kräftige Rippen vor und stützen in geeigneter Weise (*u*). Unten links bei *t* sorgt eine bis zum Rand der Perforation (*s*) reichende starke Rippe für die Aussteifung, rechts auf dem kleinen Membranstück (*r*) fehlen die Rippen. Diese Wandpartie besitzt in sich selbst genügende mechanische Festigkeit, was von dem größeren gegenüberliegenden Wandstück (*p*) nicht behauptet werden kann. Über der Rippe *p* befinden sich noch zwei kürzere Verdickungen (*q*), die aber ausreichen, um das Wandstück *p* vor dem Zusammenfall zu schützen. Die scharfe Ecke bei *o* findet ihre mechanische Festigung durch die Rippe *m*.

Figur *b* ist aber auch noch in manch anderer Beziehung sehr instruktiv. An der engsten Stelle bei *o* treten drei kräftige Rippen bis unmittelbar an den Rand heran, um diesen wohl am meisten gefährdeten Wandpartien eine ausreichende Steifigkeit zu verleihen. Auffällig ist ferner die säbelförmige Gestalt der Rippen *x* und einiger anderer, Diese Gestalt und nicht minder ihre eigenartige Lage in dem oberen Membranstück links beweist klar, daß die Rippen bei ihrer Entstehung ganz von der Entwicklung der Pore abhingen. Die oberste und unterste dieser vier säbelförmigen Rippen umschließen im Verein mit dem entsprechenden Stück der Chlorophyllzellenwand in ihren äußersten Linien ein Wandstück, das der größeren Wandpartie gestaltlich sehr nahe steht. Das Auslaufen der Rippen in eine feine Spitze und ihr plötzliches Aufhören inmitten größerer Wandpartien läßt außerdem klar erkennen, daß ihre Ausbildung ganz im Banne der Entwicklung der Perforation selbst steht. Wo, wie bei *s*, scharf am Rand die Rippe endigt, ist doch kein Stück derselben bei der Resorption der Wand verschwunden, andernfalls müßte ihre Fortsetzung auf dem gegenüberliegenden Wandstück zu sehen sein. Dies gilt, wenn auch nur teilweise, von den Rippen *u*.

Aussteifungsvorrichtungen ganz eigentümlicher Art besitzen die Außenwände der obersten Wasserzellen des Stämmchenblattes vom tropischen Sphagnum amoenum Warnst. Wie Fig. 4 zeigt, handelt es sich um sehr große Zellen von nahezu rhombischem Umriß. Genaue Untersuchungen ergaben, daß die Außenwand von stark wechselnder Dicke war. Es lösten dünnere Wandpartien erheblich verdickte Flächen ab. Über die Außenwand zieht sich zunächst in diagonaler Richtung eine ziemlich breite, stark verdickte Lamelle hin (*a*), die an ihren Rändern noch durch besonders starke Leisten (*b*) gestützt wird. Die Randleisten waren nicht durchaus gleichmäßig ausgebildet, an mehreren

Stellen waren sie nicht zur Entwickelung gekommen *(c)*. An diese langgestreckte Wandverdickung (*a*) setzen sich in sehr unregelmäßiger Verteilung eine Reihe von Rippen an, die ihren Ursprung von einem mächtigen, den Außenzellwänden der Chlorophyllzellen aufgesetzten, hyalinen Wulst nehmen. (Dieser konnte in Fig. 6 nicht abgebildet werden). Wir können die ganze Außenwand samt ihren Perforationen mit einem an mehreren Stellen durchlöcherten Segeltuch vergleichen, auf das in diagonaler Richtung ein breites Lederband aufgenäht ist, das seinerseits durch ebenfalls mit dem Segeltuch fest verbundene Stricke mit dem gemeinsamen Holzrahmen (dem starken Wulst der äußeren Chlorophyllzellenwände) in Verbindung steht. Ich möchte nicht unterlassen, auf die durch den Buchstaben *d* näher bezeichnete Stelle aufmerksam zu machen. an der sich zwei Rippen unter spitzem Winkel schneiden.

Ich will nicht verfehlen, auf eine Einrichtung hinzuweisen, die sich an den Stengelblättern sehr zahlreicher Sphagna beobachten läßt, eine Einrichtung, der das Gepräge einer gewissen Gesetzmäßigkeit nicht abgesprochen werden kann.

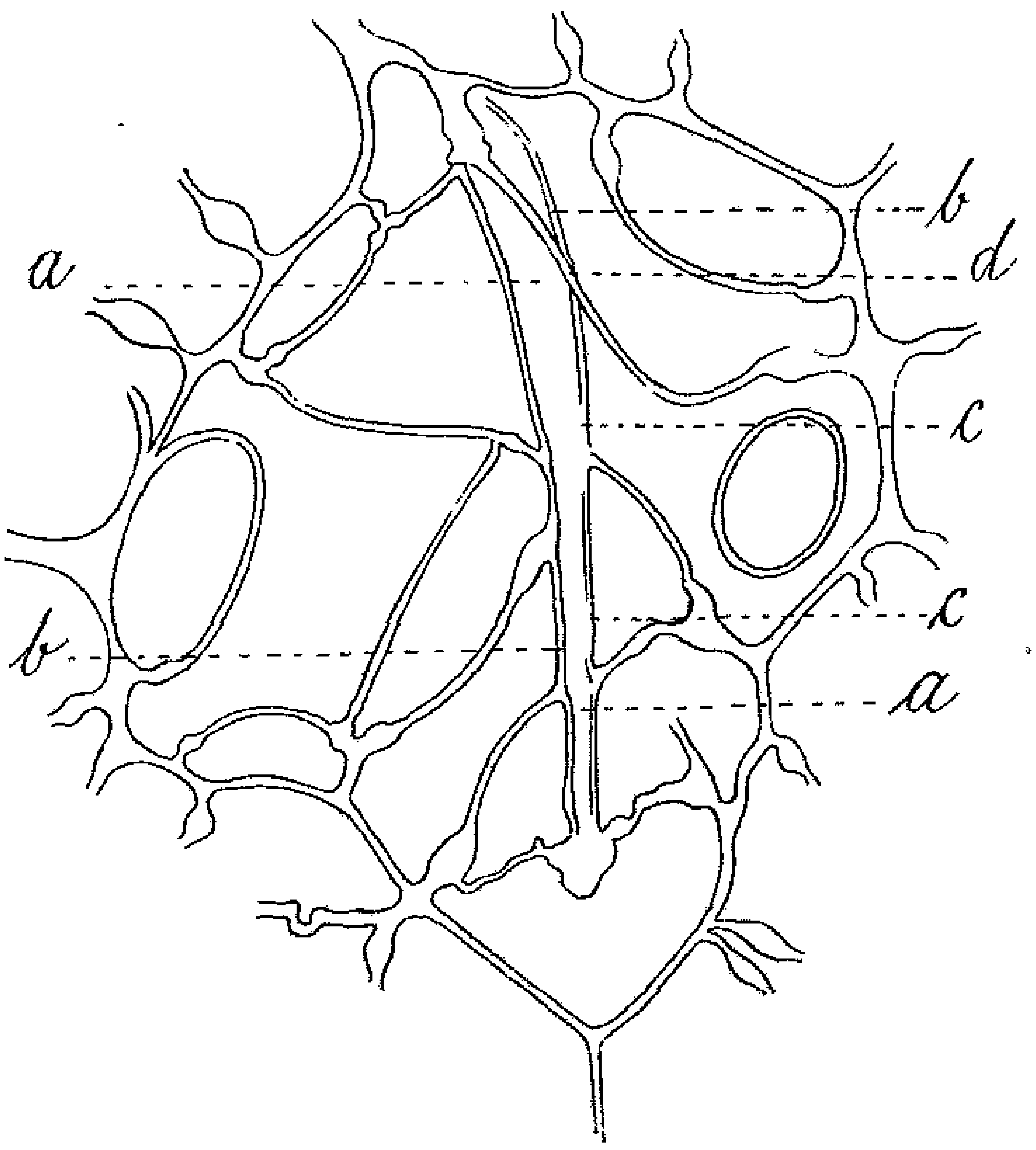


Fig. 4. Wasserzelle aus der Spitze des Stämmchenblattes von Sphagnum amoenum Warnst. Oberseite.

Ohne Zweifel dienen die Membranen der Chlorophyllzellen bei allen Arten von Sphagumsblättern zur Aussteifung des ganzen Blattes selbst. Sie erscheinen als festes Gitterwerk, das den Bestand der voluminösen Wasserzellen sichert. Es tritt nun ungemein häufig der Fall ein, daß hyaline Zellen, die in gleicher Entfernung von der Basis des Blattes liegen, an Größe außerordentlich variieren. Sehr oft trifft man solche, welche die Nachbarzellen um das Doppelte an Länge übertreffen. In Fig. 5 sind zwei derartig langgestreckte Wasserzellen zu sehen, bei *b* handelt es sich um zwei hyaline Elemente, die durch eine Chlorophyllzelle *a* voneinander getrennt sind. Zellen *a* und *b* lagen in gleicher Entfernung vom Blattgrund, nur durch eine hyaline Zelle und zugehörige assimilatorische Elemente voneinander geschieden. Wir sehen nun, daß in den Zellen bei *a*, von denen eine jede an Länge den beiden Zellen bei *b* gleichkommt, mit je einer schwach s-förmig gebogenen Rippe ausgestattet sind (*β*). Auf diese Rippen *β* entfällt wie bei der Chlorophyllzelle *α* (die kurzen Wände der Chlorophyllzellen sind nicht gezeichnet) eine größere Zahl der an den Außenwänden quer verlaufenden Rippen. Es steht außer allem Zweifel, daß diese Rippen (*β*) in ihrer Funktion durchaus der Wirkungsweise der Membranen der Zelle *α* entsprechen. Die Rippen *β* sind außerdem bedeutend stärker als die übrigen Querrippen. Sie dürfen nicht verwechselt werden mit den Wänden, welche die Verbände von Wasserzellen trennen, als solche erscheinen sie bei oberflächlicher Betrachtung.

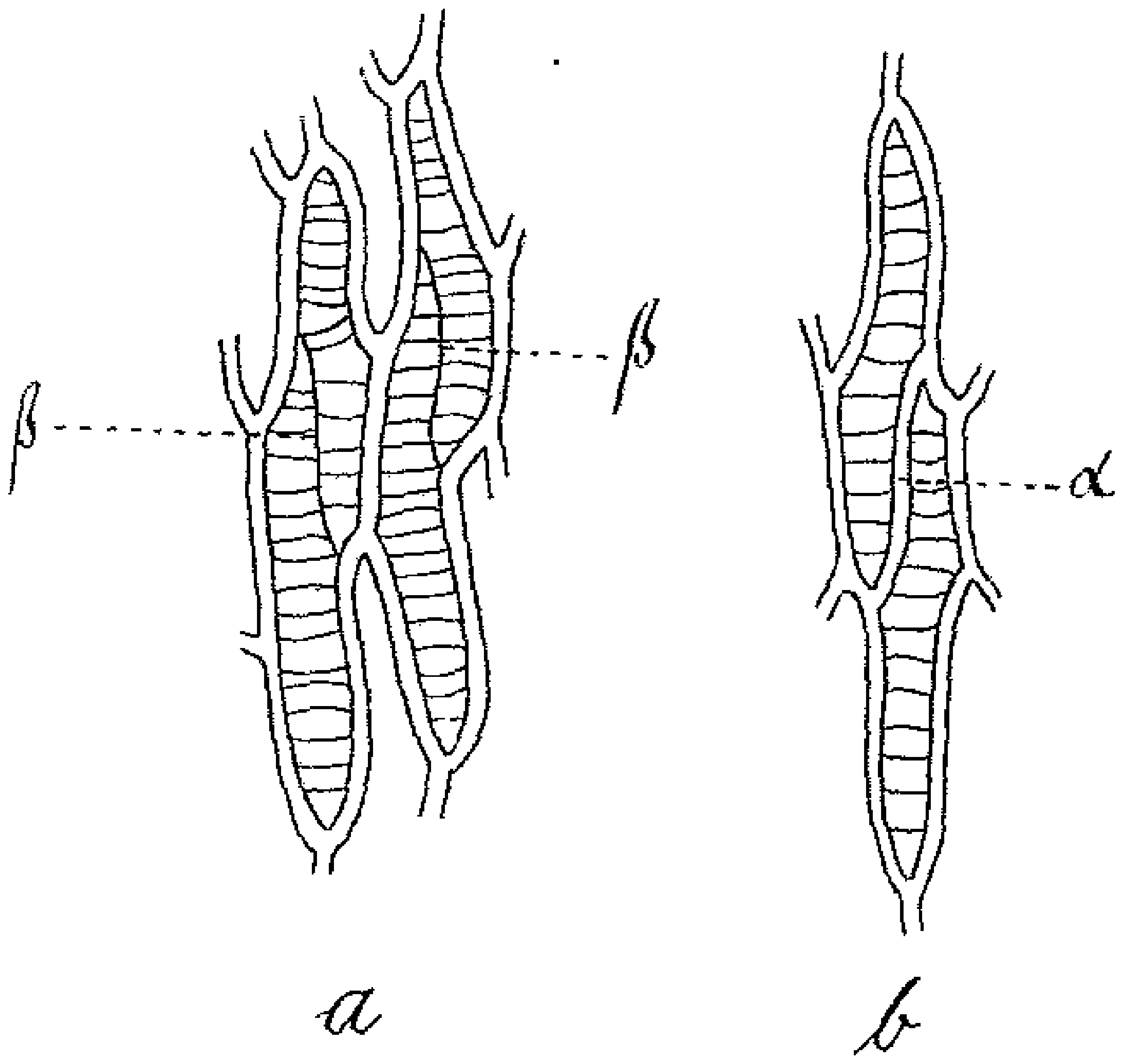


Fig. 5. Zwei Wasserzellen aus der mittleren Partie des Stämmchenblattes von Sphagnum longicomosum C. Müll.

Auf die Verschiedenheit in der mechanischen Ausbildung von Rücken- und Bauchfläche bei den Wasserzellen habe ich oben bei Besprechung von Sphagnum compactum Brid. (Fig. 3 *a* und *b*) aufmerksam gemacht. Ich glaube aber, in der detaillierten Schilderung dieser Verhältnisse nicht zu weit zu gehen, wenn ich noch auf einige besonders bemerkenswerte Fälle an den Wasserzellen zweier tropischen Arten hinweise.

An Figur 5 haben wir die Festigungseinrichtungen an der Innenwand einer in unmittelbarer Nähe der Blattspitze gelegenen Wasserzelle von Sphagnum amoenum Warnst. kennen gelernt. Ein durchaus abweichendes mikroskopisches Bild liefert die Außenseite einer solchen Zelle. Wie bei fast allen Arten von Sphagnum besitzen die Chlorophyllzellen an dieser Seite eine größere Breite. Dadurch wird der Hohlraum der Wasserzelle an der Rückenseite etwas verkleinert. Vom Rande der starken Chlorophyllzellwände springen nach innen mächtige Membranverdickungen in Form von Leisten vor, die ohne Zweifel zur Aussteifung der Membran dienen.

Es sind bei Sphagnum amoenum Warnst. nur verhältnismäßig wenige Wasserzellen von annähernd rhombischem oder quadratischem Umriß vorhanden. Die benachbarten nehmen eine meist elliptische Form (siehe Fig. 2) an und fesseln uns im mikroskopischen Bild durch die zierlichen gelblichen Leisten, die sich als bedeutende Membranverdickungen über die Außenwand der Bauchseite des Blattes hinziehen. Die elliptische Wand wird fast in ihrer ganzen Länge von einer starken Rippe (Fig. 6*a*) durchzogen, an diese setzen sich zahlreiche Querrippen, die mit den Wänden der Chlorophyllzellen in Verbindung stehen (Fig. 6*b*). Auch hier treten uns die eigentümlichen Verdickungen (Fig. 6*c*) an den Ausgangsstellen der Leisten entgegen (wie in Fig. 4).

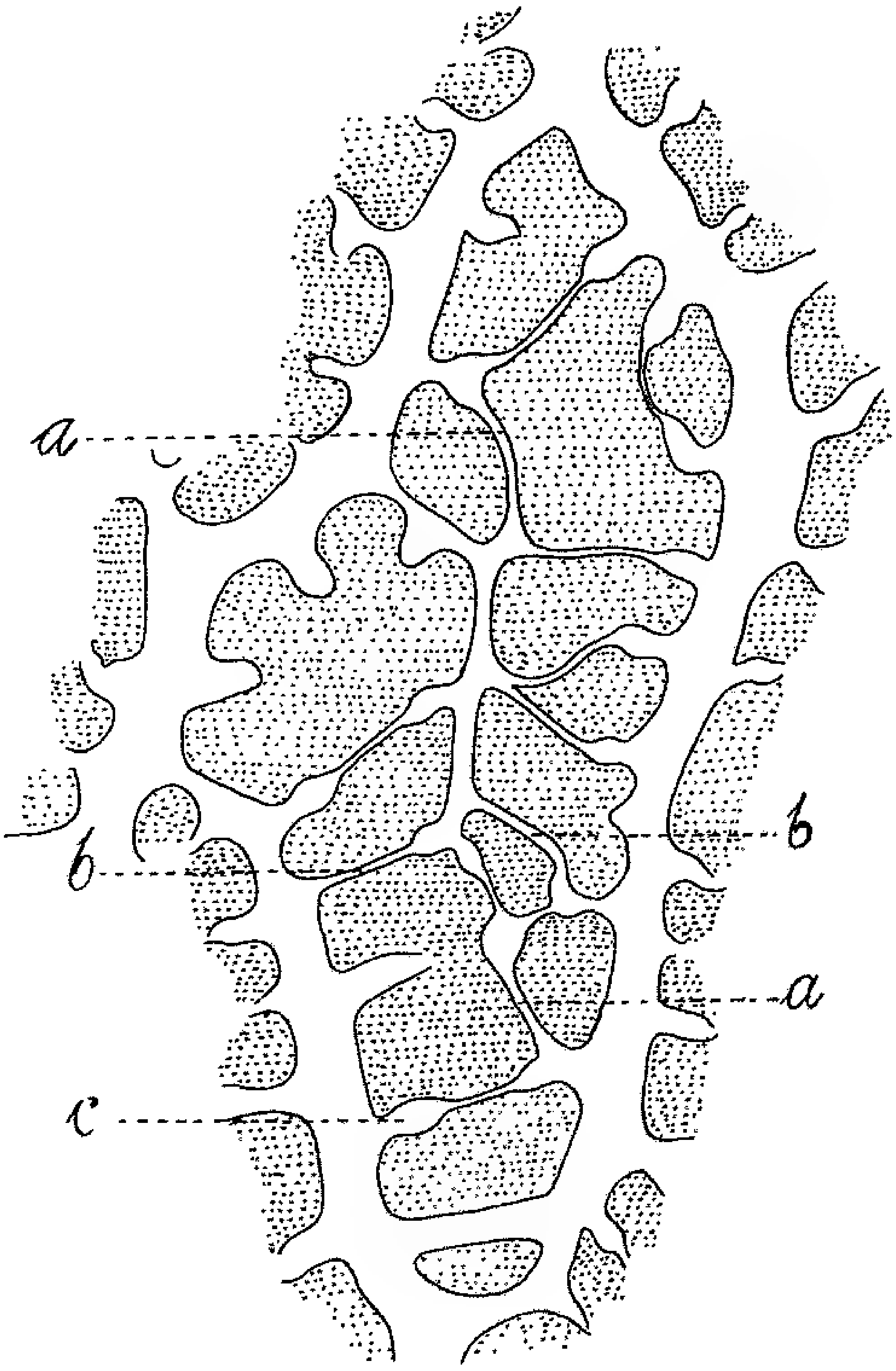


Fig. 6. Wasserzelle aus dem oberen Teil des Stämmchenblattes von Sphagnum amoenum Warnst. Oberseite.

Wie außerordentlich verschiedenartig die mechanischen Festigungseinrichtungen auf der Bauch- und Rückenseite einer hyalinen Zelle sein können, zeigt in höchster Vollendung Sphagnum Weddelianum Besch. Fig. 7 gibt das mikroskopische Bild der Oberseite, während Fig. 8 uns einen Einblick in die entsprechenden Verhältnisse der Unterseite gestattet. Von dem starken papillösen Wulst der Chlorophyllzellen (Fig. 7 *a*) nehmen zahlreiche Leisten mit ihrer charakteristischen Anschwellung ihren Ursprung, gehen entweder direkt zur gegenüberliegenden Seite (Fig. 7 *b*) oder vereinigen sich in der Wand selbst mit anderen Leisten (Fig. 7 *c*). Vergleicht man nun die beiden Figuren 7 und 8 miteinander, so könnte man vermuten, daß beide nichts miteinander zu tun haben. Ungemein breite verdickte Wandflächen (Fig. 8 *a*) nehmen fast zur Hälfte die Außenseite des Blattes ein, von zahlreichen größeren Flächenstücken gehen strahlenförmig nach allen Richtungen schmalere und breitere Streifen aus, die der Außenseite das Aussehen eines unregelmäßigen Netzwerkes verleihen. Ich muß hinzufügen, daß die Zeichnung einer einzigen Zelle (wie in Fig. 8) uns nicht den erforderlichen Einblick verschaffen kann. Ergänzend sei mitgeteilt, daß in Fig. 6 und 8 die dünneren

Membranschichten, um die Leisten besser kenntlich zu machen, punktiert sind.

Für die Stämmchenblätter fast aller Sphagna gilt die Regel, daß die mechanischen Festigungseinrichtungen von der Spitze nach dem Grunde hin sich ganz allmählich vereinfachen. An den basalen Zellen sind solche überhaupt nicht vorhanden, ihre dicken Membranen und die unmittelbare Verbindung mit dem Stämmchen läßt die Ausbildung festigender Einrichtungen als überflüssig erscheinen. Bei manchen Arten, wie S. Weddelianum Besch. ist der Übergang zwischen den mit Leisten ausgestatteten Zellen und den basalen, schwielenlosen Elementen ziemlich unvermittelt, bei S. amoenum Warnst. dagegen steigert sich der Grad der mechanischen Festigung ganz allmählich von der Basis zur Spitze. In Fig. 4 haben wir bereits eine an der Spitze des Blattes gelegene Wasserzelle mit sehr komplizierten Festigungseinrichtungen kennen gelernt. Bei Fig. 6 läßt sich schon deutlich wahrnehmen, daß die Verhältnisse einfacher geworden sind. Fig. 9 läßt sehr gut den Übergang von komplizierteren zu einfacheren Einrichtungen, wie sie in Fig. 10 dargestellt sind, erkennen. Während Fig. 9, besonders an den oberen Teilen der beiden Zellen, noch deutliche Anzeichen papillöser Wandverdickungen zeigt, sind solche an den Wänden der Zellen von Fig. 10 nicht mehr

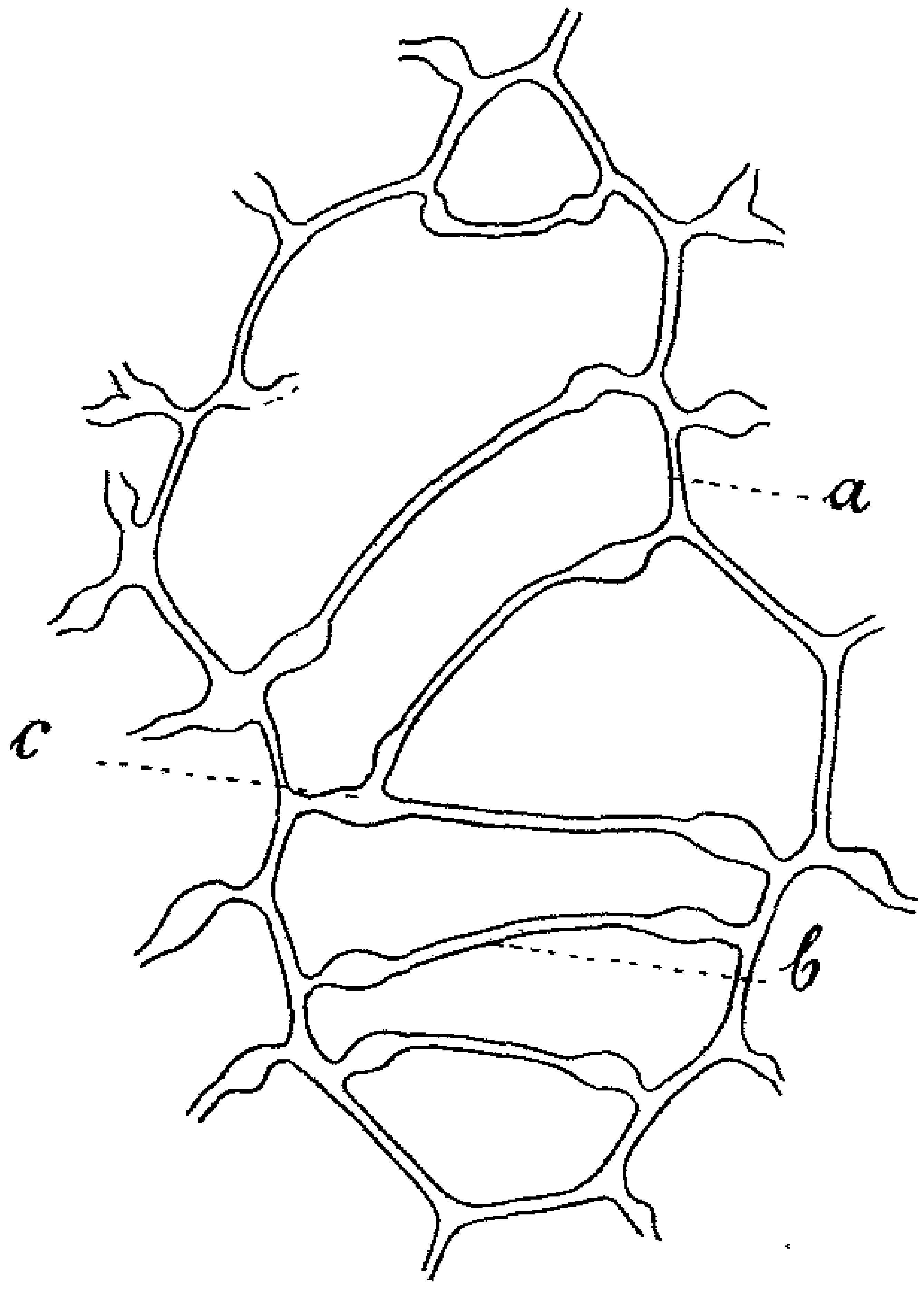


Fig. 7. Wasserzelle aus dem oberen Teil des Stämmchenblattes von Sphagnum Weddelianum Besch. Oberseite.

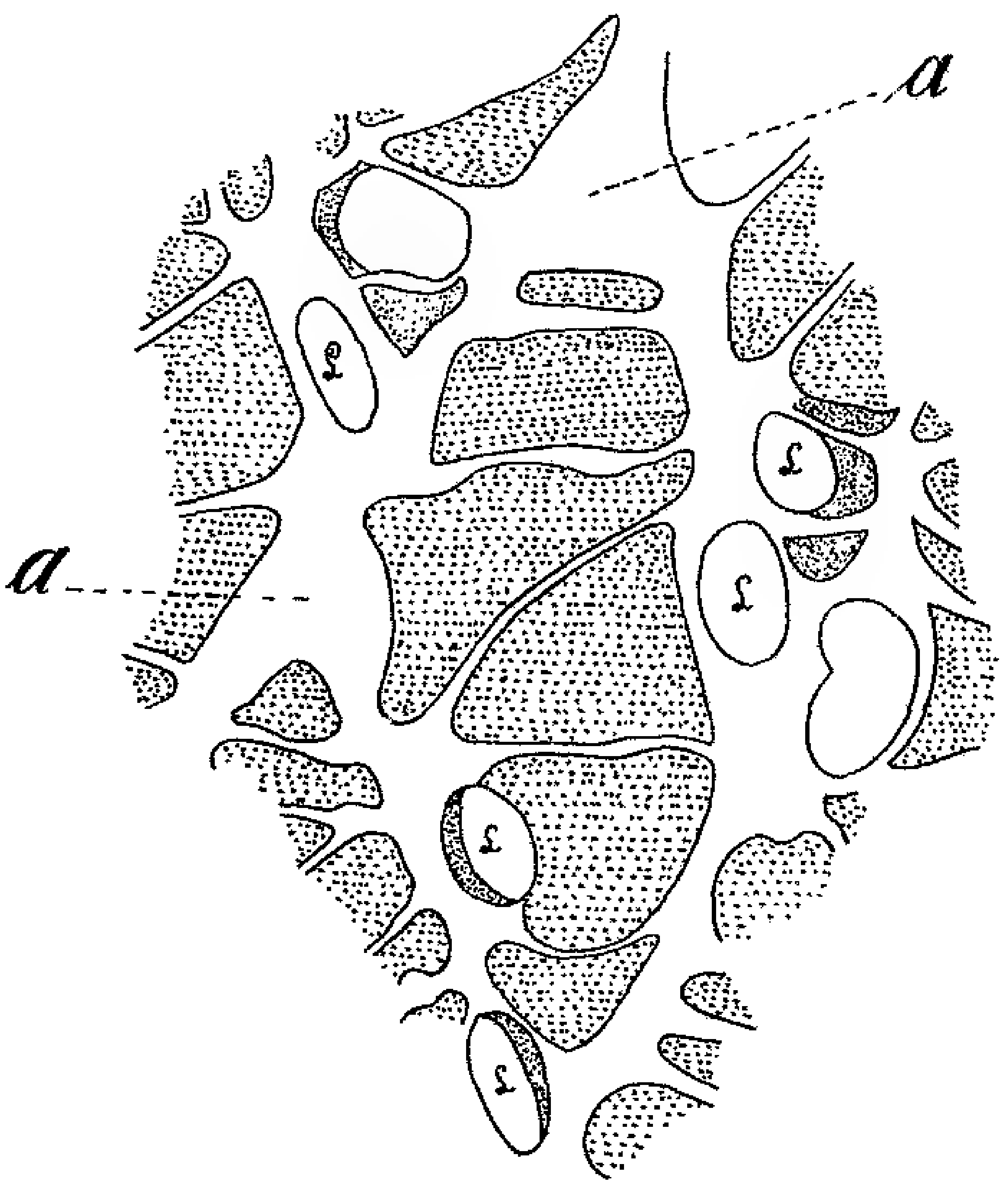


Fig. 8. Wasserzelle aus dem oberen Teil des Stämmchenblattes von Sphagnum Weddelianum Besch. Unterseite.

zu beobachten. Fig. 11 zeigt in starker Vergrößerung mehrere basale Zellen; Leistenbildung in irgend einer Form, papillöse Membranverdickungen oder andere Aussteifungsvorrichtungen fehlen. Die stark verdickten, gebräunten Wände und die Verbindung mit dem Gewebe des Stämmchens übernehmen hier die Funktion, die sonst den erwähnten Einrichtungen zukommt.

Einer biologischen Erklärung bedarf auch die Verschiedenheit in der Gestalt der hyalinen Zellen im oberen und unteren Teil der Stämmchenblätter. In der mir zur Verfügung stehenden Literatur habe ich darüber keine Notiz gefunden.

Ganz allgemein unterscheiden sich die hyalinen Zellen im oberen Teil von den der unteren Hälfte angehörigen durch größere Breite. Gewöhnlich haben sie annähernd rhombischen oder quadratischen Umriß, wogegen die unteren meist langgestreckt und schmal sind. Von selbst versteht sich diese Einrichtung nicht (ähnlich liegen ja auch die Verhältnisse bei den hyalinen Zellen der Astblätter).

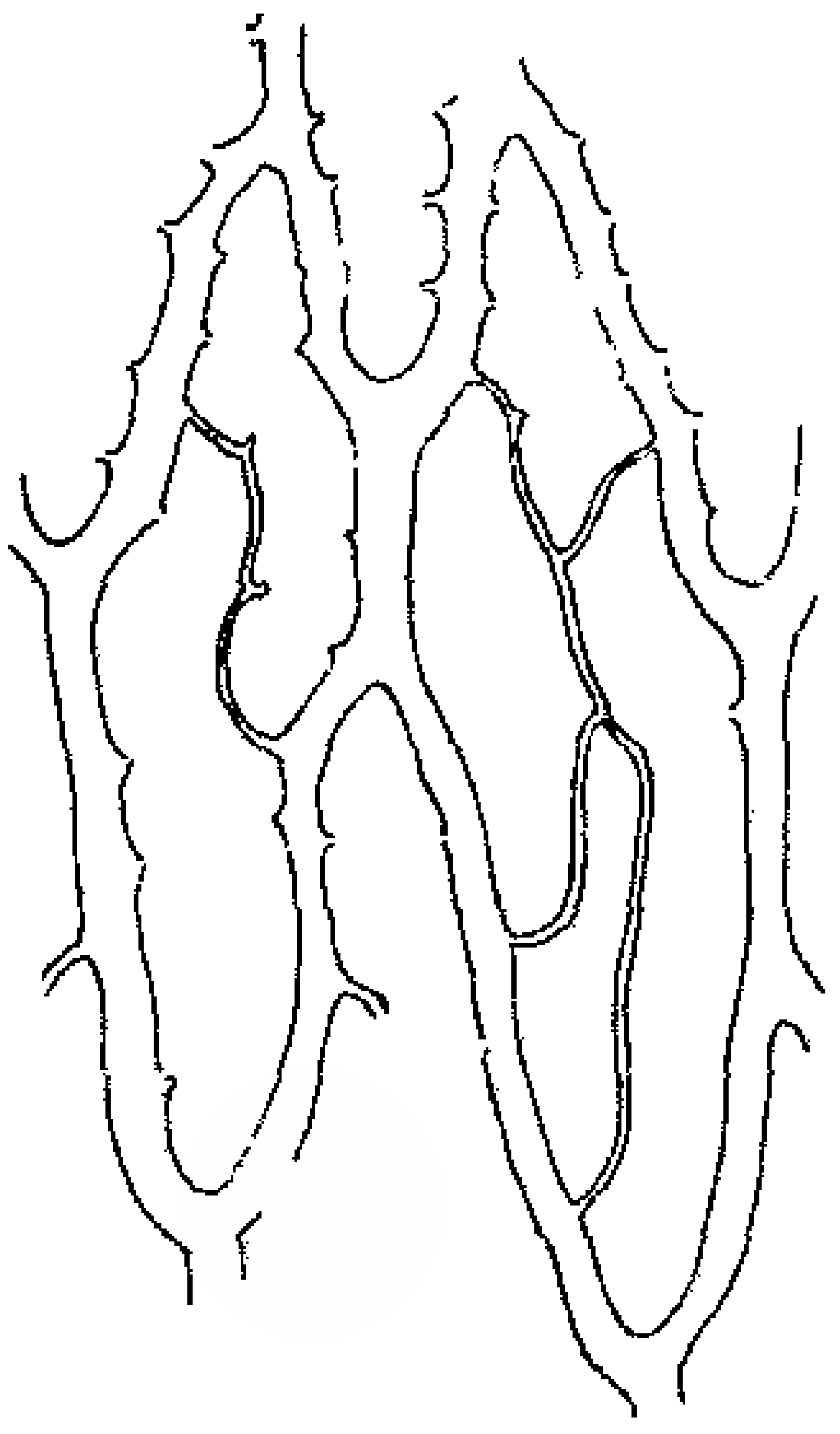


Fig. 9. Zwei Wasserzellenverbände aus dem oberen Teil des Stämmchenblattes v. Sphagnum amoenum Warnst. Oberseite.

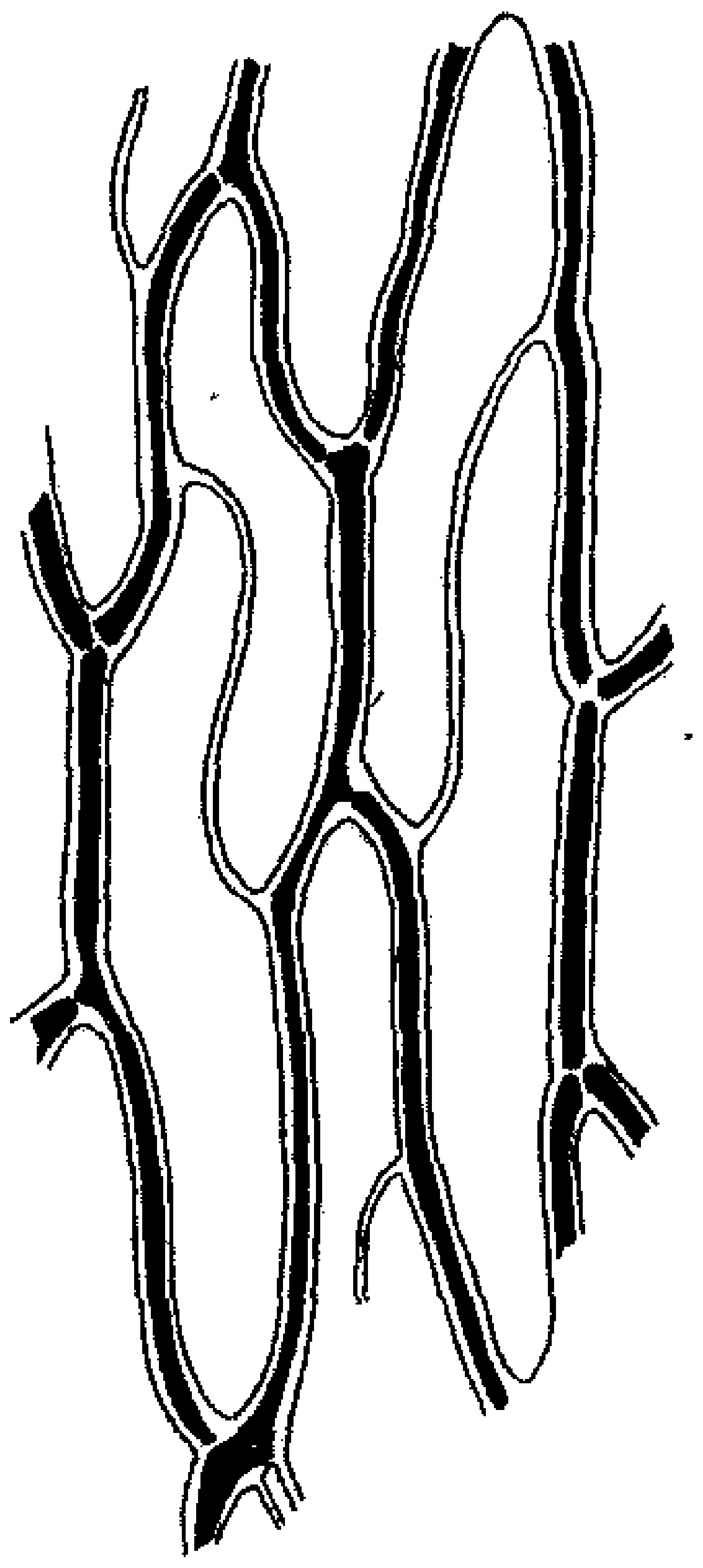


Fig. 10. Zwei Wasserzellen aus der Mitte des Stämmchenblattes von Sphagnum amoenum Warnst. Oberseite.

Es ist für die in der Terminalknospe fest vereinigten Teile (Blätter und Äste) von größter Wichtigkeit, gegen Austrocknung geschützt zu sein. Von den sich dicht deckenden jungen Stengelblättern bleiben nur die oberen Partien einseitig frei, während die große Zahl der jugendlichen Seitenäste mit den sog. Astblättern vollständig von diesen eingehüllt wird. Die nahezu rhombischen oder quadratischen oberen Wasserzellen sind jedenfalls zur

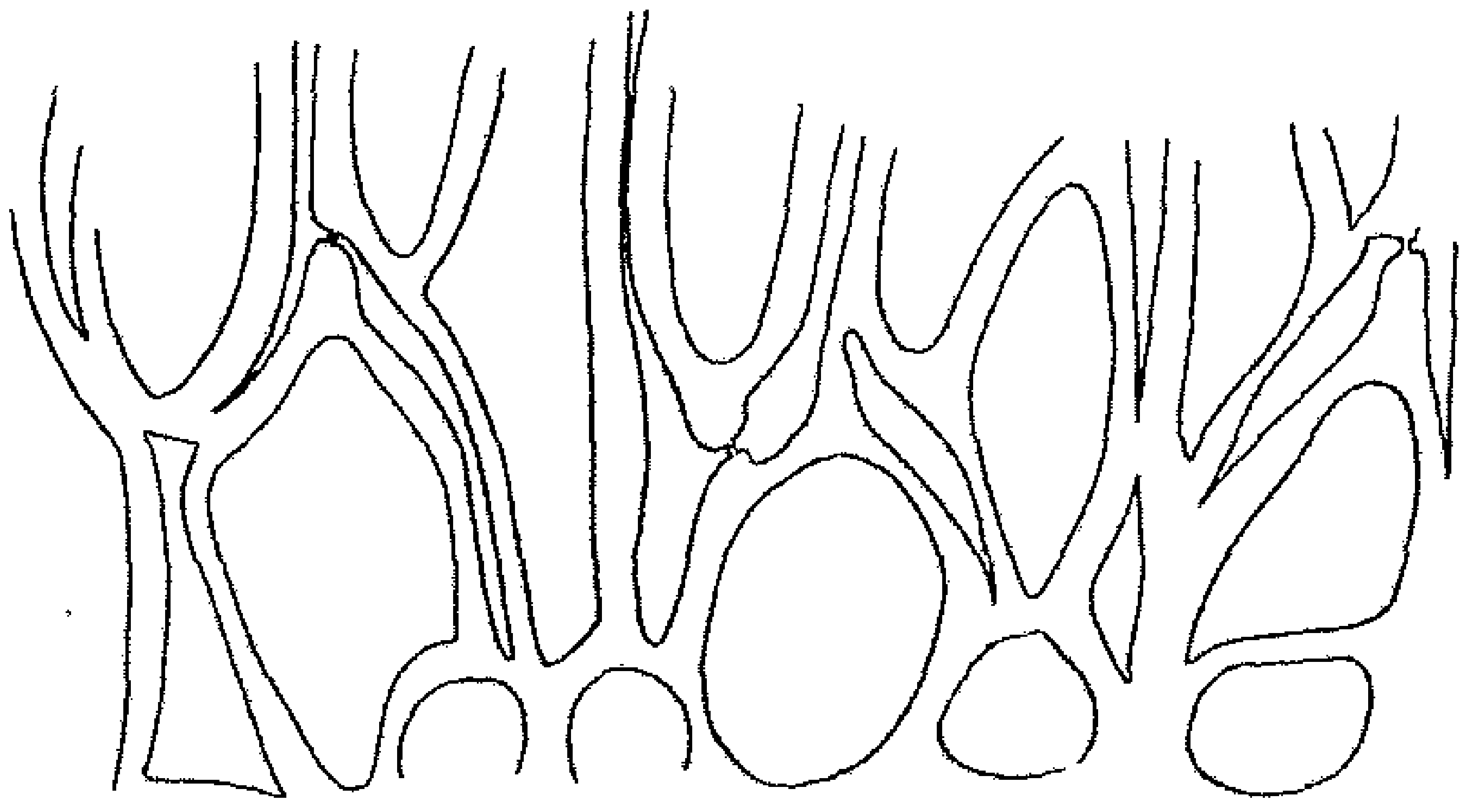


Fig. 11. Mehrere basale Wasserzellen aus dem Stämmchenblatt von Sphagnum amoenum Warnst. Oberseite.

Aufnahme größerer Wassermengen geeignet als die tiefer liegenden engen und langgestreckten Hohlräume. Die Blätter bilden also zunächst an den Stellen, wo sie in erster Linie die Zufuhr von Wasser in Gestalt von Tau oder Regen zu erwarten haben, größere kapillare Wasserbehälter aus, die, wie ich entwicklungsgeschichtlich nachwies, anfänglich nur einseitige kleine Perforation auf der Außenseite besitzen, durch welche das Wasser seinen Weg in das Innere nehmen kann. Die äußeren größeren Stengelblätter haben natürlich schon ihre Entwicklung beendigt und sind bereits mit größeren Durchbohrungen an den Außen- und Innenwänden versehen, oder ihre Membranen sind, wie bei vielen Splagnen, z. B. S. cymbifolium, squarrosum u. a., ganz oder teilweise auf einer oder beiden Außenflächen resorbiert. Fassen wir die Endknospe als Ganzes ins Auge, so stellen die bereits fertigen und die in der Streckung befindlichen Teile der jüngeren Blätter ein überaus kompliziertes System kleiner kapillarer Behälter dar, von denen wir annehmen müssen, daß einmal aufgenommenes Wasser nicht so leicht wieder verloren gehen kann, weil die Perforationen der Wasserzellen, besonders wenn es sich um solche auf einer und derselben Blattseite handelt, sich nirgends decken. Es gelang mir, an den Stengelblättern vieler Sphagna, bei denen die Außenwände der Wasserzellen der Blattaußenseite (Unterseite) fast ganz oder größtenteils in Wegfall gekommen waren, auf der gegenüberliegenden Wandfläche hin und wieder verhältnismäßig wenige und sehr kleine Poren nachzuweisen. Von der einen Fläche (Außen- bezw. Unterseite) kann also das Wasser überall leicht seinen Weg zu den inneren kapillaren Räumen der festgefügten Knospe nehmen, von hier gelangt es durch wenige enge Poren wieder zu einer Wandfläche mit großen Resorptionen, dieses Spiel wiederholt sich also öfter in der dichten Terminalknospe. Eine solche Verteilung der Perforationen muß als die denkbar günstigste bezeichnet werden. Das Wasser kann leicht eindringen, der Ausweg ist ihm aber sehr erschwert. Ich denke nicht an tropfbar flüssiges Wasser, wenn ich vom Rückweg spreche, sondern an Wasserdampf. Bei seinem Bestreben, nach auswärts zu gelangen, wird dieser überall große Hemmnisse vorfinden und in seinen flüssigen Zustand größtenteils zurückgeführt werden.

Die Terminalknospe bildet also zunächst an denjenigen Stellen Poren aus, wohin das Wasser zuerst gelangen kann. Ohne das entwicklungsgeschichtliche Moment bleiben aber die angeführten Tatsachen unverständlich.

# Über auffallende Rhizoid- und Zweigbildungen bei einer Mougeotia-Art.

Von **Adolf A. Pascher.**

(Mit 3 Textfiguren.)

Die Angaben über anomale Rhizoiden bei Chlorophyceen gehen weit zurück. Von **Vaucher** bis in die neueste Zeit finden sich derartige Angaben. Speziell bei den fadenförmigen Conjugaten *(Spirogyra, Mougeotia, Zygnema)* fielen solche Bildungen auf. Zusammenhängende Untersuchungen über die Bildung von Rhizoiden bei Chlorophyceen, die in normaler Ausbildung keine solche zeigen, wurden erst von **Borge** gemacht[1]). In seiner Abhandlung finden sich nicht nur die bis 1894 gemachten Angaben sorgfältigst gesammelt, sondern es werden auch die verschiedensten Gattungen auf ihre Fähigkeit, Rhizoiden zu bilden, auf das exakteste untersucht.

Die Angaben über Rhizoidbildung bei *Mougeotia* sind jedoch verhältnismäßig spärlich. So zeichnet **de Bary**[2]) derartige Bildungen bei *Mougeotia* und geht auch im Texte darauf ein; **Ripart**[3]) bildet auch junge *Mougeotia* mit Rhizoiden ab; auch **Wildeman**[4]) zeichnet *Mougeotia*-Arten mit Rhizoiden. Soweit gibt **Borge** bis 1894 an. Seit dieser Zeit finden sich, soweit ich die Literatur einsehen konnte, nur vereinzelte Angaben, so finden sich in floristischen Notizen über Algen einige Angaben über derlei Bildungen. Aus den Untersuchungen **Borges** selbst geht hervor, daß sich die einzelnen Arten von *Mougeotia* in bezug auf Rhizoidbildungen sehr verschieden verhalten. So neigt *M. genuflexa* in gewöhnlichem Wasser nicht zur Rhizoidbildung, während sich zwischen Objektträger und Deckglas vereinzelte bildeten; bei *M. scalaris* bildeten sich im Gegensatz zur *M. genuflexa*, die nur an den Endzellen Rhizoiden entwickelte, auch in den Zellen der Mitte des Fadens rhizoidenartige

---

[1]) **Borge**, Über die Rhizoidbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Dissertation, Upsala 1894.

[2]) **de Bary**, Conj., 21.

[3]) **Ripart**, Ann. sc. nat., Ser. V, T. IX.

[4]) **Wildeman**, Bull. soc. roy. bot. Belg., T. XXIX, pag. 98—102.

Fortsätze. Auch bei *M. scalaris* erfolgte keine Rhizoidbildung, wenn sie im freien Wasser aufgehängt war.

Ähnlich verhielten sich auch noch andere unbestimmte Arten der Gattung *Mougeotia*, nur bilden diese die Rhizoiden mehr an den Endzellen. Bei *Mougeotia scalaris* ging mit der Bildung der Rhizoiden auch eine Knickung der Rhizoiden bildenden Zellen Hand in Hand. Die Rhizoiden waren bei den einzelnen Arten mehr hapterenartig, bei anderen mehr schlauchförmig.

Weiter bildet auch Palla[1] bei der von ihm bezeichneten Gattung *Mougeotiopsis* an einer Endzelle eine rhizoidenartige Bildung ab[2].

Die beiden West bilden ferner in ihrer auch bildlich wertvollen Arbeit ebenfalls Rhizoiden führende *Mougeotia*-Formen ab. (T. IV, p. 17—19, 41.)

Nach diesen Abbildungen beobachtete West an *Mougeotia* bereits Ansätze zu Verästelungen; Rhizoiden, die wohl kaum mehr dieser Bezeichnung entsprechen, da sie bereits bis zwei Zellen abgegliedert haben.

Leider ist den Abbildungen nicht zu entnehmen, ob der angedeutete dunklere Inhalt der Zellen das Chromatophor darstelle, doch finden sich runde Körperchen eingezeichnet, die wohl Pyrenoide darstellen sollen. Interessant ist die Abbildung 41, die einen *Mougeotia*faden in starker Knickung darstellt, während die geknickte Zelle selbst sich verlängert und einen neuen Faden zu bilden beginnt[3].

---

Vom Jahre 1903 an trat in Krummau (südlicher Böhmerwald) in einem Wasserbassin alljährlich eine Alge auf, die unzweifelhaft der Gattung *Mougeotia* angehörte, die ich aber nie im fruchtenden Zustande fand. Aus letzterem Grunde war auch eine genaue Bestimmung der Art unmöglich. Sie trat immer gegen Ende März bis Ende April ziemlich häufig auf, bedeckte dann einzelne Partien der Wand mit einem etwas schleimigen, ziemlich anliegenden, seltener etwas vorflutenden Überzuge. Mit Ende April nahm sie dann ab, wohl infolge der reichlichen Entwicklung einer *Stigeoclonium*-Art, die sich ungemein (meist durch Makrozoosporen) vermehrte und die der *Mougeotia* Raum und Licht wegnahm, bis diese schließlich fast ganz verdrängt wurde. Die Zellen dieser *Mougeotia*-Art (die Gattung *Mougeotia* in der weiter gefaßten Westschen Anschauung) maßen ungefähr 18 $\mu$ in die Dicke, und waren 4—6mal so lang als dick. Die Fäden zeigten ziemliche Länge, waren verhältnismäßig wenig brüchig, hatten lebhafte grüne Färbung und waren oft mehr minder ineinander verstrickt. Das Chromatophor war schön plattenförmig, hie und da durchbrochen, besaß oft einen ausgezackten Rand und zeigte gewöhnlich ziemlich zahlreiche, verhältnismäßig große Pyrenoide.

---

[1] Palla, Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XII, pag. 228.

[2] West, Annals of botany Fol. XII, pag. 29 (Observations on the Conjugata). Beiläufig erwähnt, erscheint mir die Ansicht der beiden West, die dem Fehlen der Pyrenoide nicht dieselbe Bedeutung beilegen, und die Gattung *Mougetiopsis* nicht selbständig bestehen lassen, die entsprechendere zu sein.

[3] Herrn Dr. A. Zahlbruckner, Direktor der botanischen Abteilung, des k. k. naturhistorischen Hofmuseums zu Wien, bin ich für die so liebenswürdige Zumittelung von Aufsätzen, die mir sonst nicht oder nur schwer zugänglich gewesen, zu herzlichem Danke verpflichtet.

Leider gelang es mir trotz aller Mühe nicht, mit den gebräuchlichen Färbungsmitteln differenzierte Kernbilder zu erhalten, so daß ich betreffs eines wichtigen Punktes: des Verhaltens des Kerns bei der Bildung und Abtrennung der Rhizoiden, keine Anhaltspunkte erhielt.

Diese *Mougeotia*-Fäden zeigten nun reichliche Bildung von Rhizoiden. Ja, einzelne Rhizoiden verlängerten sich bedeutend, um sich dann durch Querwände von der Mittelzelle abzugliedern, und in einzelnen Fällen in der neuen Richtung weiterzuwachsen und einen mehrzelligen Ast zu bilden, der oft wieder zur Bildung neuer Rhizoiden schritt. Rhizoidbildung trat sowohl an den Endzellen, als auch in anderen gegen die Mitte des Fadens zu gelegenen Zellen auf, in diesen sowohl an einem, oder auch an beiden Enden, oder in der Mitte der Zelle.

Verhältnismäßig häufig waren die Rhizoiden an der Endzelle der Fäden. Sie zeigten dann öfters Auslappungen, die kürzer oder länger waren und sicher das Anhaften bewirken sollten; ich glaube, daß man nur solche Gebilde Hapteren nennen soll. Derartige Formen wurden ja schon öfters abgebildet; ich gebe ebenfalls einige Figuren davon und verweise auf diese. In einigen wenigen Fällen (Fig. I. 1, 3, 4; II. 1, 6, 3; III. 5) — es entstanden hier aber die Rhizoiden meist nicht aus den Endzellen der Fäden — nahmen diese Auslappungen, oft 3 und noch mehr an der Zahl, ungemein an Größe zu und trieben ihrerseits wieder kleine Auslappungen; nicht selten wuchs in solche große Hapteren auch das Chromatophor, sei es durch Lappung oder durch Ausfaltung nach. Trotzdem erfolgte in solchen großen hapterenartigen Rhizoiden, soweit ich bemerken konnte, nur selten eine Abtrennung von der Mutterzelle.

Für gewöhnlich traten aber bei der beobachteten *Mougeotia*-Art solche hapterenartige Rhizoiden verhältnismäßig selten auf.

Dagegen sah ich seinerzeit — es sei hier nebenbei erwähnt — an einer ebenfalls unbestimmbaren *Zygnema*-Art, die auf einem rauhen Torfausstich wuchs, reichliche Bildung derartiger hapterenartiger Rhizoiden; nur waren hier die Auslappungen recht kurz und dick[1]).

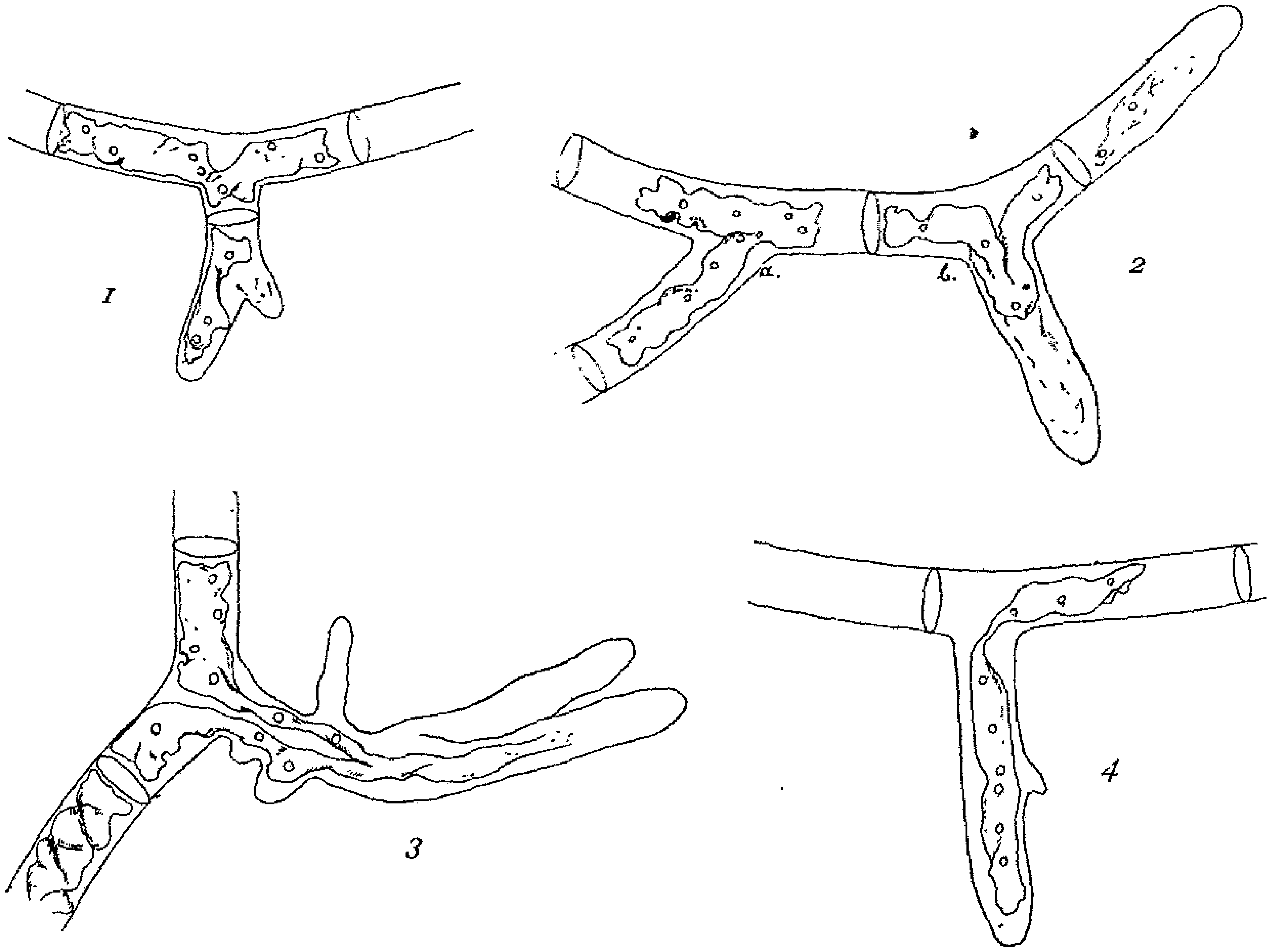


Fig. I. *1* kurzes, frühzeitig abgegliedertes, mit eigenem Chromatophor (durch Auslappung entstanden) versehenes Rhizoid. *2* Wiederholte Rhizoidbildung (*a*) Zelle, die das Rhizoid bildete, dessen erste Zelle (*b*) sich wieder zur Rhizoidbildung anschickt. *3* Hapterenartiges Rhizoid, dessen Chromatophor durch tiefe Ausfaltung des Chromatophors der Mutterzelle entstanden ist. *4* Einfaches Rhizoid; das Chromatophor verlängert sich an dem betreffenden Ende in das Rhizoid hinein.

Häufig dagegen erfolgte die Bildung von Rhizoiden in anderer Weise; aus beliebigen Zellen in der Mitte des Fadens, seltener an den Endzellen des Fadens wurden zunächst kleine seitliche Vorwölbungen getrieben, oft zwei an derselben Zelle nach derselben Seite, oder auch in benachbarten Zellen. Diese Vorwölbungen nahmen an Größe zu, erreichten an Dicke ihre Mutterzellen; oft erreichten sie sogar bedeutende Länge und zeigten nur an ihrem Ende die wellige, oft für die

---

1) Hier seien ebenfalls jene schönen Rhizoiden erwähnt, die bei verschiedenen Conjugaten auftreten, und von denen uns Pfeiffer von Wellheim so überaus schöne Präparate und Mikrophotogramme verfertigte.

Rhizoiden charakteristische Kontur[1]. Häufig geschah es nun wieder, daß diese Rhizoiden durch Querwände von der Mutterzelle abgetrennt wurden. Doch war die Bildung von Querwänden nicht an eine bestimmte Größe der Rhizoiden gebunden. Oft fanden sich sehr lange Rhizoiden ohne solche Querwände, andererseits trennten sich noch ganz kurze Stummeln ab. Meist blieb es bei dieser einen Zelle stehen. Ich gebe von solchen verschieden langen Rhizoiden einige Abbildungen (Fig. I. 1, II. 3, 4, III. 3) bei.

In einigen Fällen blieb es jedoch nicht bei dieser einen Zelle des Rhizoids. Es erfolgte vielmehr nach der Abtrennung dieser einen Zelle ein Weiterwachsen; das Rhizom verlängerte sich, die abgetrennte Zelle teilte sich wieder, so daß das Rhizoid bereits zweizellig wurde; ja es erfolgten noch mehrere Zellteilungen, das Rhizoid wurde für sich zum selbständigen Faden, der, weil das Chromatophor, wie gleich später auseinandergesetzt werden soll, sich mitauslappte und dann mit

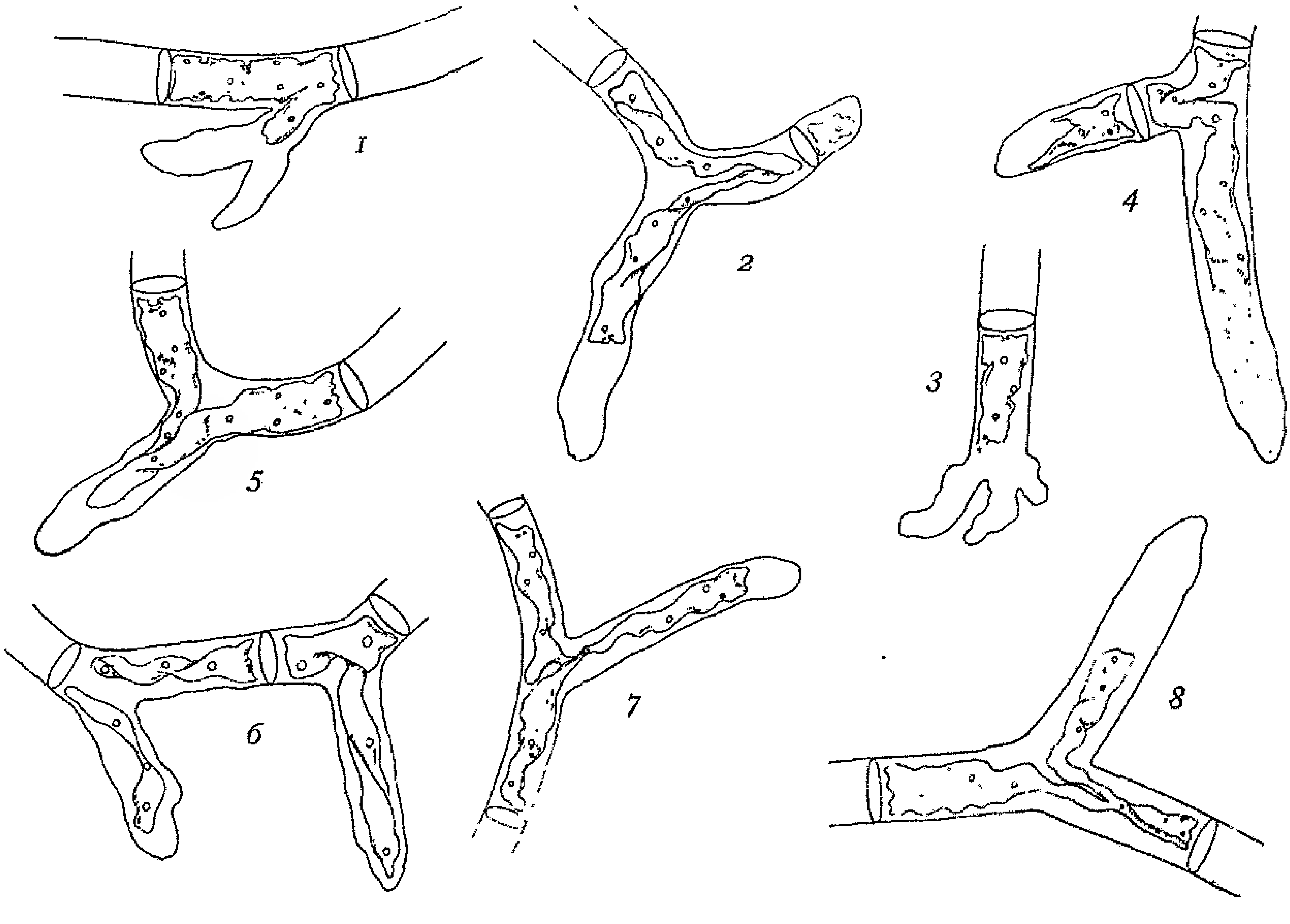


Fig. II. *1*, *6* Rhizoiden, deren Chromatophor durch einfache Auslappung des Chromatophors der Mutterzelle entsteht; *3* hapterenartiges Rhizoid. *2*, *4*, *5*, *7*, *8* verschiedene Stadien der Ausbiegung des Chromatophors in das Rhizoid.

---

[1] Diese wellige Kontur scheint durch eine Torsion, hervorgerufen durch den sich beim Weiterwachsen des Rhizoids einstellenden Widerstand am Substrat, mit bewirkt zu werden.

teilte, — dem Mutterfaden gleich war, und selbst wieder aus einzelnen Zellen Rhizoiden treiben konnte und auch trieb.

Eine solche Astbildung mit mehreren Zellen und Rhizoiden sah ich nur einige Male. Es sei auf die Abbildungen verwiesen.

Diese Verästelungen und Rhizoiden können, wie bereits erwähnt, sowohl an den Endzellen, als auch an allen Zellen gegen die Mitte der Fäden auftreten. Immer aber wird die neue Querwand, die das Rhizoid von der Mutterzelle abtrennt, in diesem Rhizoid selbst angelegt, nie entsprechend der Längswand der Mutterzelle. Oft liegt diese erste Querwand ziemlich weit im Rhizoid. (Vergleiche Abb. I. 1, 2, III. 1, 2, 5, 7). Dadurch wird die Mutterzelle lappig, sie besteht aus 3—5 Schenkeln; und seltsam sind jene Formen, bei denen die drei Schenkel der Mutterzelle ziemlich gleich lang sind. Derartige Teilungsweise tritt auch bei höheren Algen auf; insbesonders ist *Microthamnion* durch dieselbe Anordnung der ersten Querwände in den Seitenästen charakterisiert.

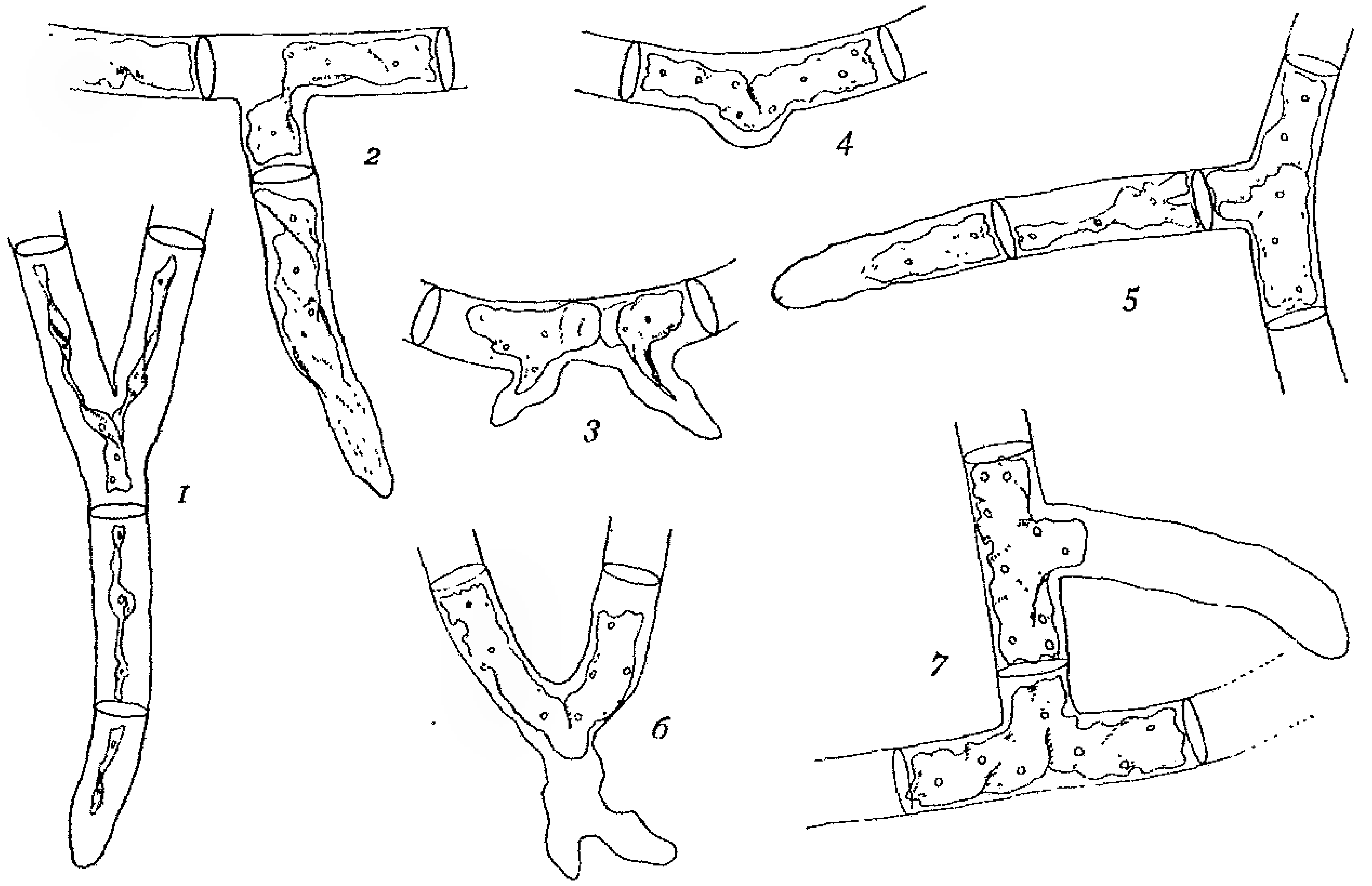


Fig. III. *1, 4, 5* verschiedene Stadien von Rhizoiden und „Ästen“, deren Chromatophor, durch „Ausfaltung“ entstanden. *2* Umbiegen des Chromatophors an einem Ende und Hineinwachsen in das Rhizoid. *3* Vollständige Trennung des Chromatophors, entsprechend den beiden Rhizoidanlagen. *6* Haptere und starke Knickung der Zelle, wie bei *1.* *7* Wiederholte Verästelung und Rhizoidenbildung.

Sind in einer Zelle zwei Rhizoiden angelegt, so erreicht entweder keines von beiden eine erhebliche Länge oder es entwickelt sich nur eines von beiden weiter. Letzteres ist aber ziemlich selten.

Die Zelle, aus der sich das Rhizom hervorwölbt, erleidet meist ebenfalls Veränderungen. Gewöhnlich knickt die Mutterzelle bei der Bildung von Rhizoiden, sowohl an der Stelle, als auch in der Richtung der Rhizoidbildung. Diese Knickung ist ursprünglich seicht, nimmt aber dann bis zur Entwicklung der ersten Scheidewand des Rhizoids zu, um dann entweder so zu verbleiben oder sich wieder etwas zu strecken. Daß diese Erscheinung mit dem so lebhaft geförderten einseitigen Wachstum zusammenhängt, scheint ziemlich sicher zu sein. Nur selten ist diese Knickung unauffällig. Oft aber legen sich die beiden geknickten Hälften der Mutterzelle derart zurück, daß das Rhizoid, für den Fall es zu einer reichlicheren Zellbildung kommt, die direkte Fortsetzung des Fadens darzustellen scheint.

Derlei geknickte Stadien bilden auch die beiden West in ihrer oben erwähnten Abhandlung ab.

Über das Verhalten des Kernes bei diesen Auslappungen der Zelle und der Bildung der Rhizoiden und Äste vermag ich nichts zu sagen, da, wie bereits erwähnt, die üblichen Kernfärbungen mißlangen.

Näher erwähnt zu werden verdient das Verhalten der Chromatophoren. Diese erwähnten Rhizoiden blieben nämlich nicht chlorophyllfrei, bald erhielten sie ebenfalls Chromatophore und zwar auf verschiedene Weise.

Gewöhnlich lappte sich bereits bei der Vorwölbung der Zellmembran zu einem Rhizoid auch das plattenförmige Chromatophor in die Ausstülpung hinein. Dieser Lappen vergrößerte sich zugleich mit dem in die Länge wachsenden Rhizoid. Das Chromatophor erstreckte sich aber nie über die ganze Länge des Rhizoids, das vordere Ende desselben blieb immer hyalin. Selten an der Ursprungsstelle des Lappens, meist aber bereits ein Stück im Rhizoid erfolgt dann eine beiderseits eingreifende Verengung resp. Einschnürung des Chromatophors, die immer mehr zunimmt, bis beide Teile vollständig getrennt sind. Es erfolgt aber nicht sogleich darauf die Zellteilung. Oft findet man noch ganz junge Rhizoiden mit bereits geteilten Chromatophoren, während in anderen Fällen der oft sehr lange Lappen noch vollständig mit dem Hauptteile des Chromatophors in Verbindung steht.

Auffällig und absonderlich sind die Drehbewegungen, die ein derart gelapptes Chromatophor bei Wechsel von grellem und diffusem Licht zeigt. Es kommen da die mannigfachsten und kompliziertesten Drehungen zustande, besonders in den bereits früher erwähnten stark geknickten dreischenkligen Zellen.

Wird das seitliche Rhizoid an einem Ende einer Zelle angelegt, so ist der Vorgang verhältnismäßig einfach. Das Chromatophor streckt sich in die Vorwölbung direkt hinein und biegt mit diesem um, um mit ihm dann weiterzuwachsen. An der Biegungsstelle erfolgt dann eine Verschmälerung der Platte, die Verbindungsstelle wird immer dünner, bis sich schließlich beide Teile völlig trennen. Die Teilung der Zelle geht aber nicht mit der Teilung des Chromatophors vor sich, sie erfolgt häufig viel später.

Häufig verhält sich das Chromatophor anders: Die Auslappung des Chromatophors wird oft eingeleitet durch eine Ausfaltung des Chromatophors. Bei der Vorwölbung des Rhizoids biegt sich das Chromatophor knieförmig in das Rhizoid hinein. Diese Umbiegung resp. Ausfaltung des Chromatophors kann verschieden weit gehen. Meistens ist sie nicht bedeutend, indem bald die dem Rhizoid zugewendete Seite des Knies des Chromatophors in das Rhizoid hineinwächst, ohne daß die Einfaltung tiefer eingreifen würde. Meist trennt sich dann der zum Rhizoid gehörige Teil des Chromatophors an der Ausfaltungsstelle ab.

Oft jedoch geht diese Ausbiegung des Chromatophors tief; in einzelnen Fällen bestand das ganze Chromatophor des Rhizoids aus einem solchen langen Knie; derartige Rhizoiden schienen sich aber nicht so häufig abzutrennen als solche, bei denen die Ausbiegung des Chromatophors nur seicht war; ich fand keine derartigen Teilungsstadien; interessant wäre wohl zu wissen, wie sich dann dieses Chromatophor bei der Abtrennung des Rhizoids verhält; die Rhizoidzelle würde dann ja zwei plattenförmige Chromatophoren haben, die an einem Ende zusammenhingen; und falls sich derartige Zellen weiter teilen, müßte der Teilungsvorgang der Chromatophoren sehr eigentümlich sein.

Nach Abtrennung des Chromatophors im Rhizoid (im Falle, daß das Rhizoid sein Chromatophor durch Ausbiegung des Chromatophors der Mutterzelle erhielt), besaß die Mutterzelle naturgemäß zwei getrennte Stücke der Chlorophyllplatte. Leider konnte ich das weitere Verhalten dieser Zellen nicht beobachten, da das mir zur Verfügung stehende Material derlei Stadien nur selten bot.

Im Vorausgehenden wurde meist der Ausdruck „Rhizoid“ gebraucht, ich möchte dem beifügen, daß eigentlich nur die ersten Stadien derartiger Bildungen diese Bezeichnung verdienen, denn mit dem Hineinwachsen der Chromatophoren und den späteren Teilungen werden ja derartige Gebilde zu „Zweigen“ und „Ästen“. Ich folgte aber dabei der Gepflogenheit der Algologen.

Derartige Bildungen scheinen, trotz des häufigen Auftretens an dieser Alge, auch an ihr nur abnormal und durch besondere äußere Umstände hervorgerufen worden zu sein.

Die Standortsverhältnisse begründen das. Die Wände des Bassins, in dem die Alge auftrat waren sehr rauh; das Wasser im Bassin befand sich in der Zone knapp unter Oberfläche, in der *Mougeotia* auftrat, in ständiger Bewegung, da von oben her das Wasser einströmte. Diese beiden äußeren Umstände haben jedenfalls mächtig die Rhizoidbildung gefördert und derartige extreme Bildungen hervorgerufen.

Die Versuche, die unternommen wurden, die Alge unter annähernden gleichen Verhältnissen zu kultivieren, schlugen fehl; die Alge ging immer ein.

Prag, Deutsches bot. Institut, Mai 1906.

# Ein neuer und ein modifizierter Apparat zu pflanzenphysiologischen Demonstrationsversuchen.

Von Dr. **S. L. Schouten** in Utrecht.

(Mit 2 Textfiguren.)

## I. Ein einfacher, selbstregistrierender Auxanometer.

An guten selbstregistrierenden Auxanometern, in verschiedenen Systemen, ist kein Mangel. Dennoch glaube ich, kein ganz unnützes Werk zu verrichten, wenn ich den unten abgebildeten Apparat veröffentliche, welchen ich bereits vor Jahren konstruierte, und zwar, weil er mit den einfachsten Hilfsmitteln angefertigt werden kann, und also keine großen Unkosten erfordert.

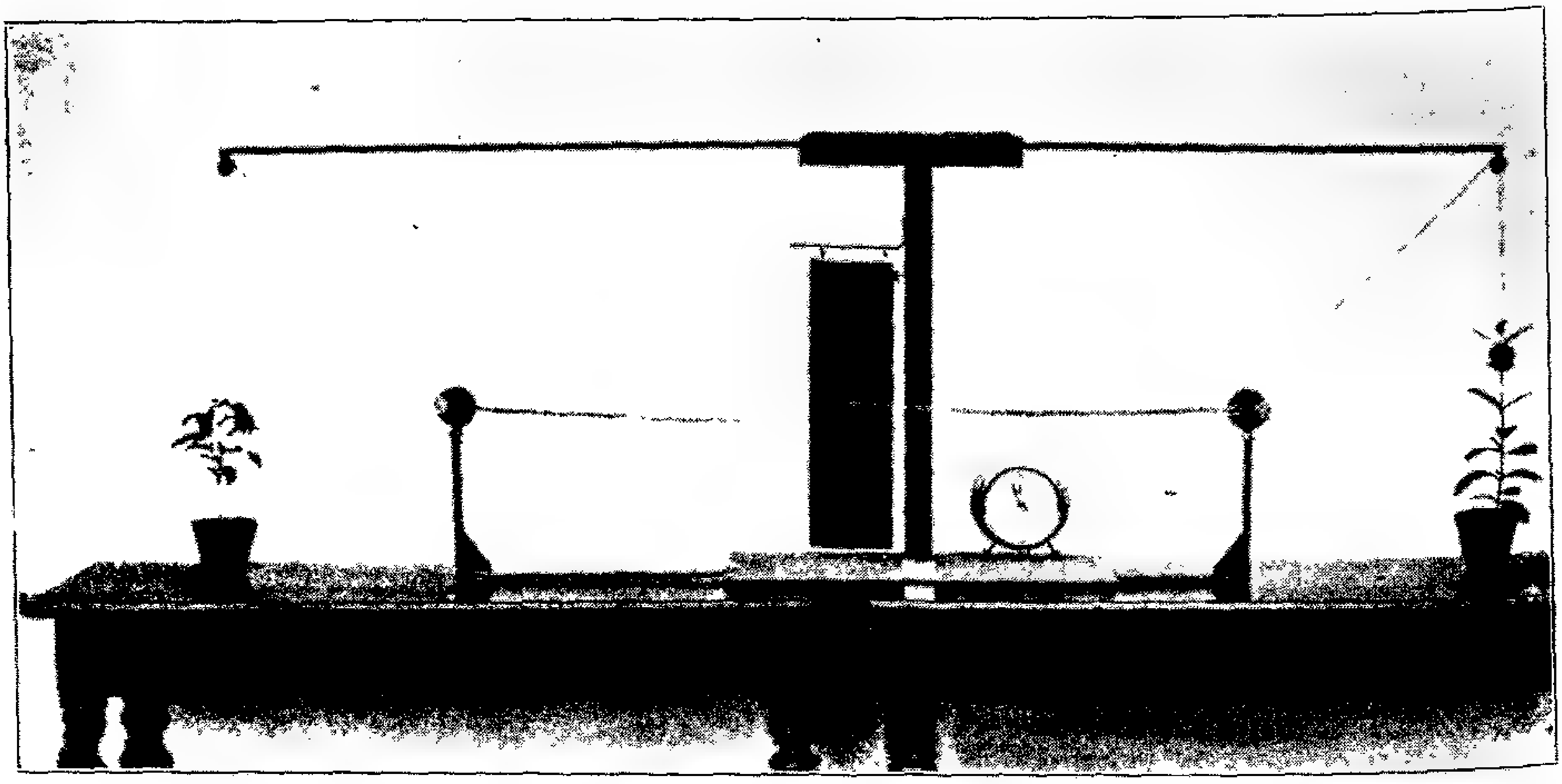


Fig. 1.

Man sieht auf einem Fußstück eine T-förmige hölzerne Säule, in deren obersten Teil zwei Holzstäbe gesteckt werden können, von denen jeder an seiner äußersten Spitze eine Rolle trägt. In dem Fußstück selbst können an beiden Seiten zwei knieförmig umgebogene Holzstäbe ein- und ausgeschoben werden. Sie sind ebenfalls je mit einer Rolle versehen, welche mittels einer Schraube so gestellt werden kann, daß der daran befestigte Aluminiumzeiger sich in genau vertikaler Richtung bewegen kann.

An der T-Säule ist ein kupferner Tragarm befestigt, an dem sich zwei nach rechts rechtwinklig umgebogene Haken befinden, die eine Glasplatte von 10 × 35 cm tragen. Eine Spiralfeder zieht die Platte so viel als möglich nach links. Auf die Platte wird das Papier geplackt, das berußt werden soll.

Als Uhrwerk fungiert eine gewöhnliche amerikanische Uhr, aus deren gläsernen Platte man von unten eine Scheibe weggeschnitten hat. Der große Zeiger kann mit der Spitze einen zweimal rechtwinklig umgebogenen Hebel fortbewegen, so daß die daran befestigte Glasplatte ein paar Millimeter nach rechts bewegt wird, und darnach, wenn der große Zeiger vorüber ist, wieder zurückspringt. Dadurch wird das Wachstum per Stunde registriert. Die Uhr selbst steht lose, so daß sie beim Aufziehen von dem hölzernen Fußstück kann abgenommen werden; sonst würde der Apparat beim Aufziehen erschüttert werden. Natürlich muß dafür gesorgt sein, daß sie immer genau in dieselbe Lage wieder zu stehen kommt, da der große Zeiger den Hebel nur eben berührt.

Noch einige Worte über die Rollen mit den Aluminiumzeigern. Als Gegengewicht für die Zeiger ist hier nicht ein an einem Faden hängendes Gewicht angebracht, wie man es manchmal bei solchen Apparaten findet (z. B. bei dem Zeiger am Bogen in Sachs' Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., pag. 799). Denn dadurch wird das Drehungsmoment zu viel geändert, wenn der Zeiger vom schräg nach oben gekehrten Stand in den horizontalen übergeht, eine Tatsache, die man übrigens sehr leicht konstatieren kann, wenn man den Zeiger mit dem Finger in seiner Bewegung hemmen will. Auf jeder Rolle ist darum, dem Zeiger gegenüber, ein Stückchen Blei befestigt, so schwer, daß der Zeiger noch eben nach unten fällt.

Bei der Verwendung des Apparates wird erst der zentrale Teil (d. h. das Fußstück mit der T-förmigen Säule etc.) so gestellt, daß die gläserne Platte mit ihrem unteren Ende eben eine Palle berührt, in welcher Stellung sie vertikal steht. Die Zeiger werden so gestellt, daß sie gerade die Glasplatte berühren, aber nicht durch Reibung in ihrer Bewegung gehindert werden. Die rechtwinklig umgebogenen Seitenstücke, an denen die Rollen mit den Zeigern sich befinden, werden so weit ausgezogen, daß die Zeiger auf der Platte noch gerade einen Zirkelbogen beschreiben.

Jetzt werden die Pflanzen in den Apparat gebracht. Man kann nach Belieben zugleich mit zwei Pflanzen experimentieren (der rechte Zeiger beschreibt an der Vorder-, der linke an der Hinterseite der Glasplatte den Zirkelbogen), oder mit einer. Man läßt die Zeiger die Glasplatte an dem oberen Teil berühren, so daß sofort ein ganzer Kreisbogen entstehen kann. Nun legt man die Zeiger mit der Spitze auf den kupfernen Tragarm, an dem die Glasplatte hängt, nimmt die Platte aus dem Apparat und macht sie auf die bekannte Weise schwarz. Dann hängt man sie wieder auf, und bringt die Zeiger vorsichtig wieder auf ihren Platz.

Natürlich werden die ersten Stunden nicht aufgezeichnet, da der Faden (ein Seidenfaden, aus Rücksicht auf die Hygroskopizität mit Wachs bestrichen) bei dem Einstellen des Apparates sich immer ein wenig gedehnt haben kann.

Beim Wachsen beschreibt der Zeiger einen Kreisbogen, der das Wachstum 20mal vergrößert angibt.

Ist der Zeiger an den unteren Teil der Glasplatte gekommen, dann schiebt man den rechtwinklig umgebogenen Stab, an dem die Rolle mit dem Zeiger sich befindet, nur ein wenig in das Fußstück. Dadurch geht der Zeiger wieder nach oben, und kann einen zweiten Kreisbogen beschreiben, der um 1 cm weiter liegt und mit dem ersten konzentrisch ist. Bei der Aufwärtsbewegung des Zeigers ist es gut, dafür zu sorgen, daß er die berußte Oberfläche der Glasplatte nicht berührt, und dadurch einen unnötigen Strich verursacht, etwas, was man dadurch leicht verhindern kann, daß man den Zeiger ein vertikal stehendes Glasstäbchen entlang gleiten läßt, wobei die Spitze, um unnötige Reibung zu vermeiden, natürlich nur auf einem ganz geringen Abstand von der berußten Oberfläche bleiben darf.

Auf diese Weise kann der Apparat längere Zeit arbeiten, da für verschiedene Kreisbogen Platz vorhanden ist.

Bei nicht allzu schnell wachsenden Pflanzen (1—1 $^1/_2$ mm per Stunde) kann man z. B. jedesmal nach 12 Stunden einen neuen Kreisbogen beginnen lassen, bei schneller wachsenden nach je acht Stunden.

Der Apparat kann von dem Mechaniker D. B. Kagenaar sen., van Wyckskade, Utrecht, bezogen werden.

## II. Kleine Modifizierung in dem bekannten Versuch zur Demonstration von der Saugkraft der Blätter.

Der einfache hierzu veranstaltete Versuch besteht darin, daß man einen mit Blättern versehenen Zweig mit Hilfe eines Kautschukstöpsels oder Kautschukröhre in dem oberen Ende einer Glasröhre befestigt, diese Röhre ganz mit Wasser füllt und sie dann mit dem unteren Ende in Quecksilber setzt. Die Saugkraft der Blätter wird dann bei der Verdampfung so groß sein, daß das Quecksilber in der Röhre steigt. Nach einiger Zeit wird jedoch ein Maximum erreicht: durch Verminderung des Druckes in dem oberen Teile der Glasröhre beginnt Luft aus der Schnittfläche des Zweiges zu treten, wodurch das weitere Steigen des Quecksilbers nachläßt und bald ganz aufhört. Tritt dann noch mehr Luft dazu, dann beginnt das Quecksilber wieder zu fallen. Letzteres hat zur Folge, daß man den Versuch fortwährend kontrollieren müßte, um das Maximum der Steigehöhe wahrnehmen zu können.

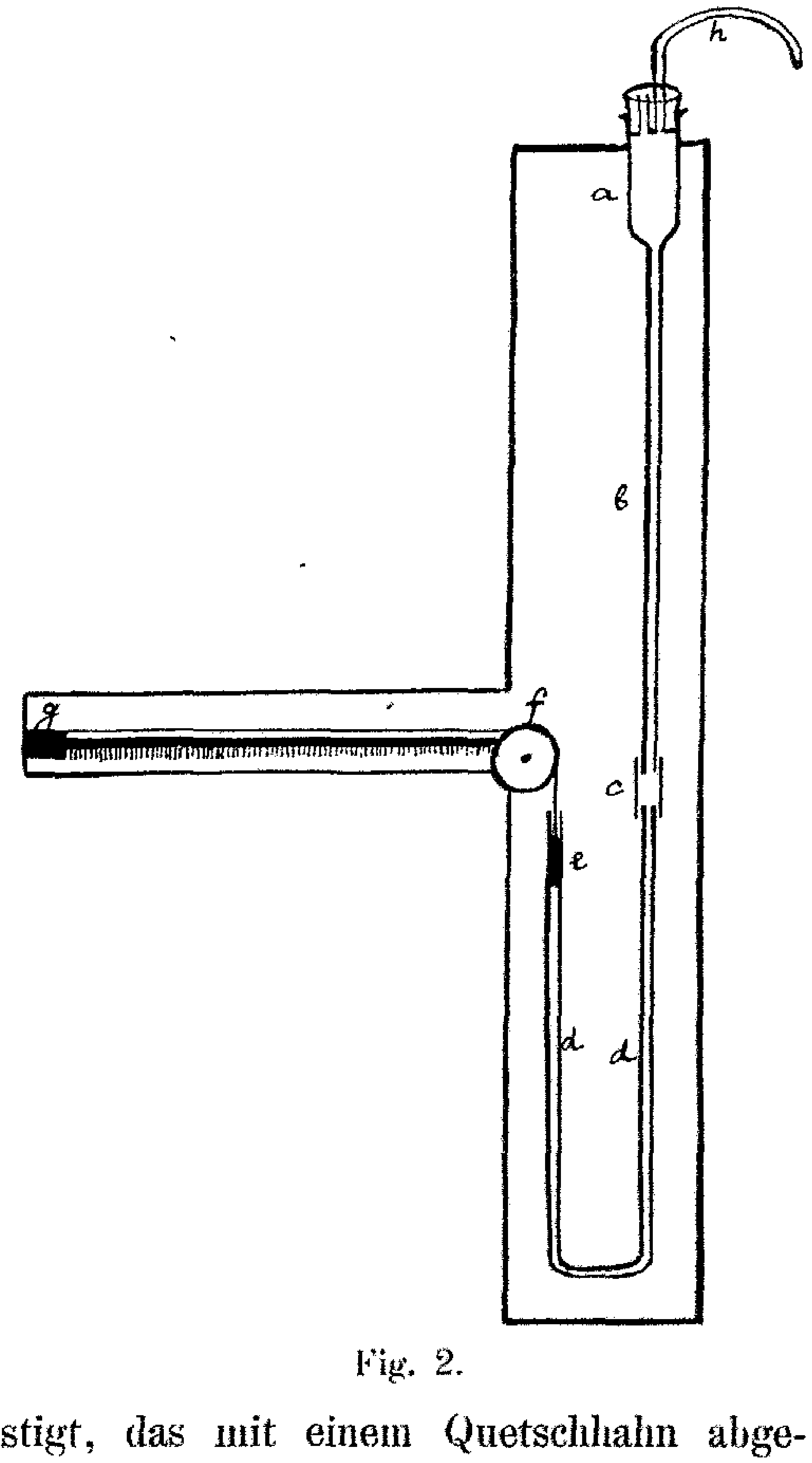


Fig. 2.

Durch eine einfache Modifizierung, oder besser gesagt Erweiterung des Versuches, kann diese Maximalhöhe automatisch und bleibend angegeben werden.

*a* sei das reservoirförmige obere Ende, in dem ein Kautschukstöpsel mit zwei Löchern sitzt; das eine dient für den Zweig, durch das andere ist ein Glasröhrchen gesteckt, das unten mit dem Kork abscheidet, oben 5 cm darüber hervorragt. An diesem oberen Ende wird ein Kautschukröhrchen *h* von 20 cm befestigt, das mit einem Quetschhahn abgeschlossen werden kann. Die zweimal rechtwinklig umgebogene Glasröhre *d* wird nun bis beinahe 5 cm unter die oberen Enden mit Quecksilber gefüllt, und danach wird in die rechte Röhre, nachdem die Röhre *b* mit dem Reservoir *a* entfernt ist (*c* ist eine Verbindungsröhre aus Kautschuk) auf das Quecksilber Wasser gegossen, bis daß dieses bis an den Oberrand von *c* steht.

Jetzt wird der Zweig in den Kautschukstöpsel gesteckt, die Röhre *b* und das Reservoir *a* mittels des Kautschukröhrchens *h* mit Wasser vollgesogen. Wenn das Wasser bis oberhalb des Quetschhahnes, den man so hoch als möglich anbringt, gekommen ist, schließt man diesen. Danach wird *b* in *c* befestigt.

Der ganze Apparat ist auf einem Brett mit einem Seitenarm angebracht, auf welchem sich eine Millimetereinteilung befindet, während in einem Abstand von 1 cm ein horizontal laufendes Stäbchen angebracht ist. Dieses Stäbchen entlang läßt sich ein schwarz gemachtes Röhrchen schieben, an dem eine dünne seidene Schnur befestigt ist, welche über eine Rolle *f* läuft und welche ein rundes eisernes Stäbchen *e* trägt, welches genau in die Röhre *d* paßt.

Man läßt nun *e* bis auf das Quecksilber herab und öffnet den Quetschhahn von *h*. Eine eventuelle Luftblase, die bei dem Einschieben von *b* in *c* entstanden ist, kann man nun bequem durch *h* entfernen. Danach spannt man die seidene Schnur, liest ab, wo *g* steht, wenn die Flüssigkeiten im Apparat im Gleichgewicht sind und schließt den Quetschhahn so dicht als möglich bei dem Glasröhrchen, an dem *h* befestigt ist. Man weiß dann gewiß, daß in dem ganzen Apparat sich keine Luftblasen befinden.

Beim Aufsteigen des Quecksilbers geht *e* nach unten und nimmt *g* mit. Beim Fallen des Quecksilbers bleibt *g* natürlich auf der Maximalhöhe stehen.

# Über das Gefrieren in Kolloiden.

Eine Erwiderung von **Hans Molisch**.

Im 2. Hefte des Jahrganges 1906 pag. 523 dieser Zeitschrift bringt **Liesegang** makroskopische Beobachtungen über den Gefriervorgang in Kolloiden, die mit meinen mikroskopischen [1]) im Widerspruche stehen sollen. Der genannte Autor hat bereits früher [2]) dieselben Versuche und Anschauungen veröffentlicht und ich habe gleich darauf am selben Orte [3]) erwidert. Da aber **Liesegang** seine Beobachtungen in der „Flora" nochmals publiziert, ohne etwas Neues hinzuzufügen, wahrscheinlich nur, um sie auch den Botanikern bekannt zu machen, so sehe ich mich leider genötigt, meine Erwiderung gleichfalls hier vorzubringen.

**Liesegang** geht von der Tatsache aus, daß sich Eisblumen leicht konservieren lassen, indem man sie in sehr dünnen Schichten von Gelatinegallerte auf Glasplatten entstehen und dann im warmen Zimmer auftauen läßt. Hierbei verschwindet das Eis, die Struktur bleibt aber erhalten. Diese bereits in meinem zitierten Buche im wesentlichen mitgeteilte Tatsache wurde von mir in folgender Weise erklärt: Innerhalb der Gelatine findet beim Gefrieren an zahlreichen Punkten eine Scheidung von reinem gefrierendem Wasser und Gelatine statt. Das werdende Eis entzieht der Gelatine Wasser, wächst und schiebt die immer wasserärmer werdende Gelatine vor sich her. In der gefrorenen Gelatine liegt das reine Eis in Form von Eisblumen vor, um sie herum die Gelatine. Beim Auftauen bleibt diese Anordnung im großen und ganzen erhalten, es tritt nur jetzt an Stelle des Eises das Wasser. **Liesegang** stellt nun die paradox erscheinende Ansicht auf, daß sich die Sache nach dem Auftauen nicht so verhalte, wie ich behaupte.

---

1) **Molisch**, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1897, pag. 7 u. die folg.

2) **Liesegang**, **Raphael Ed.**, „Eisblumen", Naturwissenschaftliche Wochenschrift (Jena), No. 6 vom 4. Februar 1906, pag. 91.

3) **Molisch**, H., „Eisblumen", ebenda No. 13 vom 25. März 1906, pag. 204.

sondern umgekehrt, daß dort, wo das meiste Eis vorhanden gewesen wäre, nun die meiste Gelatine sei. Mutatis mutandis soll auch dasselbe zutreffen, wenn man eine mit viel Kaliumbichromat versetzte Gelatinelösung auf einer Glasplatte eintrocknen läßt.

Ich habe nach den Liesegangschen Mitteilungen die Versuche über die Entstehung von Eisblumen in Gelatinegallerten wiederholt und kann nur sagen, daß die Eisblumen genau so entstehen, wie ich dies seinerzeit in meinem Buche auf Grund direkter mikroskopischer Beobachtungen mitgeteilt habe. Gleichzeitig wurde mir klar, wie denn der genannte Verfasser in einen so groben Irrtum verfallen konnte. Wenn man die auf der Glasplatte liegende dünne Gelatineschichte gefrieren, nach dem Entstehen der Eisblumen auftauen und eintrocknen läßt, so bleibt die ursprüngliche Eisblumenstruktur erhalten und es scheint nun so, als ob jetzt dort, wo das meiste Eis war, die meiste Gelatine wäre. Allein wenn man die Gelatineschichte abhebt und auf Querschnitten mikroskopisch betrachtet, so erkennt man sofort, daß die Gelatine da, wo sich das Eis gebildet hatte, von diesem in die Höhe gehoben wurde und daß jetzt an Stelle des Eises nicht Gelatine, sondern ein Hohlraum liegt. Diese emporgehobenen Gelatinemassen erweckten bei Liesegang die falsche Vorstellung, als ob sich hier an Stelle des Eises die Gelatine angehäuft hätte. Hätte Liesegang auch nur den Versuch gemacht, sich seine Hypothese zurechtzulegen, so wäre er sofort auf das Unzutreffende derselben gekommen, denn sie widerspricht allen unseren elementaren Erfahrungen über den Gefriervorgang in Salzlösungen, Farbstofflösungen und Kolloiden.

Druck von Anton Kämpfe in Jena.

## Bei der Redaktion sind eingegangen:

1) **G. Haberlandt**, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Rezeption mechanischer Reize. Zweite vermehrte Auflage. Leipzig. Verlag von Wilh. Engelmann. Preis: 11 Mark.

2) **G. Kraus**, Aus der Pflanzenwelt Unterfrankens, VII u. VIII. A. Stubers Verlag, Würzburg. Preis: je 1 Mark.

3) **K. V. v. Dalla Torre** und **L. Graf v. Sarutheim**, Die Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Siphonogama) von Tirol. Vorarlberg und Liechtenstein. 1. Teil: Die Farnpflanzen, Nadelhölzer und Spitzkeimer (Pteridophyta, Gymnospermae et Monocotyledoneae). Innsbruck, Verlag der Wagnerschen Universitätsbuchhandlung, 1906. Preis: 18 Mark.

4) **R. v. Wettstein**, Leitfaden der Botanik für die oberen Klassen der Mittelschulen. 3. Auflage. Wien, Verlag von F. Tempsky. Preis: geheftet 3 Kr. 20 H., geb. 3 Kr. 70 H.

5) **W. Migula**, Pflanzenbiologie. 2. Auflage. G. J. Göschensche Verlagsbuchhandlung Leipzig. Preis: 80 Pf.

6) **C. K. Schneider**, Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. 5. Lieferung. Mit 128 Abbildungen. Verlag von G. Fischer, Jena. Preis: 4 Mark.

7) Botaniska-Studier, tillägnade F. R. Kjellman den 4. November 1906 Uppsala; Almquist und Wiksells Boktrykeri A.-B. 1906. Berlin, R. Friedländer & Sohn, Carlstr. 11. Preis: 11 Mark.

8) **A. Berger**, Sukkulente Euphorbien. Mit 33 Abbildungen. Eugen Ulmer, Stuttgart. Preis: 2,50 Mark.

9) **J. Wiesner**, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 5. Auflage. Alfred Hölder, Wien. Preis: 7,80 Mark.

10) Progressus rei botanicae. Fortschritte der Botanik etc. Herausgegeben von der Association internationale des botanistes, redigiert von Dr. J. P. Lotsy. Bd. I, Heft 1. Jena, Verlag von G. Fischer. Preis: 18 Mark.

11) **W. Detmer**, Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java. Jena, Gustav Fischer. Preis: 2,50 Mark, geb. 3,50 Mark.

12) **J. Moeller**, Lehrbuch der Pharmakognosie. 2. Auflage. Mit 373 Abbildungen. Alfred Hölder, Wien. Preis: 12,40 Mark.

**Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.**

Soeben erschien:

**Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java.** Von Dr. **W. Detmer**, Prof. an der Universität Jena. *Mit einer Tafel. Preis: 2 Mark 50 Pf., geb. 3 Mark 50 Pf.*

Inhalt: 1. Über einige wirtschaftliche Verhältnisse Javas. 2. Das Produktionsvermögen der Pflanzen und klimatische Verhältnisse in Java und Mitteleuropa. 3. Einiges über den Boden Javas. 4. Der Reisanbau der Eingeborenen Javas. 5. Die Kultur des Teestrauches nebst Bemerkungen über die „Indigofrage“ in Java. 6. Die Kultur des Kakaobaumes auf Java. 7. Die Kultur des Fieberrindenbaumes auf Java. 8. Der botanische Garten zu Buitenzorg. 9. Vergleichende physiognomische *Studien über brasilianische und javanische Urwälder. 10. Vergleichende Beobachtungen* über Stärke- und Zuckerblätter tropischer sowie einheimischer Pflanzen. 11. Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und in Jena. 12. Kautschukgewinnung in Singapore.

**Biochemie der Pflanzen.** Von Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek**, o. ö. Prof. der Botanik in Prag (jetzt in Czernowitz). Zwei Bände. Preis: brosch. 39 Mark, geb. 41 Mark 50 Pf.

**Pharmaceutische Zeitung** Nr. 102, 1904:

. . . Wir glauben jedem die Anschaffung dieses Buches empfehlen zu dürfen, dessen Beruf oder Wissenschaft ihn mit pflanzenchemischen Problemen in Berührung bringt, und hierzu gehören unsere näheren *Fachgenossen* natürlich auch.

**Flora oder Allgem. botan. Zeitung** 1905, Bd. XCIV, Heft 2:

Hier hat einmal der rechte Mann das rechte Buch geschrieben! Eine moderne Biochemie der Pflanzen kann weder ein Chemiker, noch ein Botaniker schreiben, noch ein Tierphysiolog chemischer Richtung — sondern nur ein Gelehrter, der auf allen drei Gebieten zuhause und erfolgreich tätig ist, das ist Czapek, und deshalb ist sein Buch ein gutes geworden.

**Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie.** Ein Beitrag zur „phylogenetischen Planzenhistologie“. Von Dr. **Otto Porsch**, Assistent am botanischen Institut der K. K. Universität in Wien. Mit 4 Tafeln und 4 Abbildungen im Text. Preis: 8 Mark.

**Österr. Botan. Zeitschrift** Nr. 12, 1905:

Das Buch ist eine schöne Leistung, die zu weiterem Verfolgen des eingeschlagenen Weges ermutigt.

**Règles internationales de la Nomenclature botanique.** Adoptées par le Congrès international de Botanique de Vienne 1905 et publiées au nom de la commission de rédaction du congrès par **John Briquet**, Rapporteur général.

**Internationale Rules of Botanical nomenclature.** *Adopted by the international* botanical congress of Vienna 1905.

**Internationale Regeln der botanischen Nomenclatur.** Angenommen vom internationalen botanischen Kongreß zu Wien 1905. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.** Von Dr. **Ludwig Jost**, a. o. Prof. an der Universität Straßburg. Mit 172 Abbildungen. Preis: brosch. 13 Mark, geb. 15 Mark.

**Flora** 1904, Bd. XCIII, 2. Heft:

. . . Die Darstellung ist klar, kritisch und reichhaltig und oft durch historische Rückblicke belebt. Die Jostschen Vorlesungen werden deshalb als eine treffliche Einführung in das Studium der Pflanzenphysiologie begrüßt werden. Auch für Berufsbotaniker ist das Buch wertvoll durch die eingehende Berücksichtigung und Diskussion, welche die neuere pflanzenphysiologische Literatur in ihm gefunden hat.

## Für Flora-Abonnenten!

Von der **Flora**, herausgegeben von Prof. Dr. K. Goebel in München, liefern wir die in unserem Verlage erschienenen **Bände 72—95** (1889—1905) **mit Ausnahme der vergriffenen Ergänzungsbände zum Jahrgange 1894 und 1895** statt M. 400,—

**zum Ausnahmepreise von M. 300,— netto**

soweit unsere nur noch geringen Vorräte dies gestatten. Bemerkt sei dazu, daß mit Band 72 die Redaktion des Herrn Prof. Goebel begonnen hat, damit also eine neue Serie beginnt.

Kleinere Serien von Bänden sind wir bereit, ebenfalls zu ermäßigten Preisen auf Grund besonderer Vereinbarungen und nach Maßgabe unserer Vorräte abzugeben.

**Marburg** in Hessen.

**N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung.**

**Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.**

Soeben erschien:

## PROGRESSUS REI BOTANICAE

**Fortschritte der Botanik**
**Progrès de la Botanique**
**Progress of Botany**
herausgegeben von der
**ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES**
redigiert von
Dr. **J. P. LOTSY** in Leiden.
**Erster Band. 1. Heft.**

**Inhalt:** Eduard Strasburger, Die Ontogenie der Zelle seit 1875. — Dr. H. Scott, The Present Position of Palaeozoic Botany. — E. A. Newell Arber, Bibliography of Literature on Palaeozoic fossil Plants, including some of the more important memoirs pulished between 1870—1905. — Ch. Flahault, Les progrès de la Geographie botanique depuis 1884 son état actuel, ses problèmes.

**Preis für den Band von ca. 40 Bogen Umfang 18 Mark. Für Mitglieder der Association internationale des Botanistes 13 Mark.**

☞ Diesem Hefte liegen vier Prospekte der Verlagsbuchhandlung **Gustav Fischer, Jena,** bei, welche geneigter Beachtung empfohlen werden.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

# FLORA

ODER

# ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

**97. BAND. JAHRGANG 1907. ZWEITES HEFT.**

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 6 TAFELN UND 36 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1907.

ERSCHIENEN AM 15. MÄRZ 1907.

# Inhaltsverzeichnis.

Seite

STRASBURGER, EDUARD, Apogamie bei Marsilia. Mit 6 Tafeln . . 123—191

GOEBEL, K., Archegoniatenstudien. XI. Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration von Riella und Sphaerocarpus. Mit 23 Abbildungen im Text . . . . . . . . . . . . . . 192—215

KÖHLER, PAUL, Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen und der Bedingungen des Absterbens myzelialer Zellen von Aspergillus niger. Mit 10 Abbildungen im Texte . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 216—262

LINSBAUER, L. u. K., Laboratoriums-Notizen Mit 3 Abbildungen im Text . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 263—266

---

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

**Organographie der Pflanzen** insbesondere der **Archegoniaten und Samenpflanzen.** Von **Dr. K. Goebel,** Prof. an der Universität München. **Erster Teil: Allgemeine Organographie.** Mit 130 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 6 Mark.

—— **Zweiter Teil: Spezielle Organographie.** 1. Heft: Bryophyten. Mit 128 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 3 Mark 80 Pf. 2. Heft: Pteridophyten und Samenpflanzen. Erster Teil. Mit 173 Abbildungen im Text. 1900. Preis: 7 Mark. Zweiter Teil (Schluß des Ganzen). Mit 107 Textabbildungen. 1901. Preis: 5 Mark.

**Naturwiss. Wochenschrift** 1902, Nr. 24:

Das Goebelsche Werk ist eine Fundgrube gut disponierten zuverlässigen botanischen Materials, das insbesondere denjenigen Forschern zugute kommen wird, die sich ein Bild von der Entstehung und allmählichen Herausbildung des Pflanzenkörpers zu machen bestrebt sind und zwar in Anknüpfung der komplizierten Verhältnisse an die einfacheren. . . .

**Botanische Zeitung** 1900, Nr. 23:

Ein weiteres Heft des interessanten und gedankenreichen Werkes liegt vor. . . Aus der Fülle des gebotenen Stoffes mögen nur einige besonders interessante Partien hervorgehoben werden, in denen der Verfasser entweder neue, bislang nicht oder wenig bekannte Beispiele heranzieht, oder ihm eigentümliche Erklärungsversuche für die Organgestaltung gibt.

---

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung in Marburg.

Bis auf weiteres liefern wir

**Pflanzenbiologische Schilderungen.**

Von

**K. Goebel.**

2 Teile. Mit 31 Tafeln und zahlreichen Holzschnitten.

Statt Mk. 38,— zu **Mk. 15,—.**

*Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage.*

# Apogamie bei Marsilia.

Von **Eduard Strasburger.**

Mit Tafel III—VIII.

Im Februar 1896 fiel es Walter R. Shaw auf, daß einige Prothallien von Marsilia Drummondii, anscheinend ohne befruchtet worden zu sein, Keime erzeugten. Besonders hierauf gerichtete Versuche mit isolierten Makrosporen derselben Marsilia-Art führten zu dem gleichen Ergebnis, durch das W. R. Shaw veranlaßt wurde, eine kurze Mitteilung über „Parthenogenesis in Marsilia" in der Botanical Gazette zu veröffentlichen[1]). Die Mikrosporen der von W. R. Shaw benutzten Sporenfrüchte waren entwicklungsfähig und befreiten nach etwa 18 Stunden Spermatozoiden. Von 101 Makrosporen, die mit Mikrosporen vermengt ihre Prothallien reiften, erhielt W. R. Shaw 69 Keime, von 62 Makrosporen, die isoliert wurden, 33 Keime. Auf 100 Makrosporen bezogen, ergibt das ohne Isolierung 69 %, mit Isolierung 53 % Keime. Diese Keime ließen nach siebentägiger Entwicklung gewisse Unterschiede erkennen, so zwar, daß ihre Wurzel und ihr Cotyledon annähernd gleiche Länge besaßen, oder die Wurzel kaum ein Drittel so lang wie das Cotyledon war, oder endlich sich nicht entwickelt hatte. Ob mit oder ohne Mikrosporen erzogen, blieb auf die Verschiedenheiten der Keime ohne Einfluß.

W. R. Shaws Angaben bestimmten Alexander Nathansohn[2]), Marsilien für seine Versuche zu wählen, welche bezweckten, durch bestimmte Einwirkungen parthenogenetische Embryobildung auch an einem pflanzlichen Objekt zu veranlassen. Alle Versuche mit Chemikalien, auch solchen welche die parthenogenetische Entwicklung bestimmter tierischer Eier anregen oder die Ruheperiode von Winterknospen bei Pflanzen unterbrechen, blieben erfolglos, einzig und allein bewährte sich der Einfluß erhöhter Temperatur. Für letztere ließ sich von vornherein der meiste Erfolg erhoffen, weil sie ähnliche Dienste schon G. Klebs geleistet hatte. So wurden in seinen Versuchen die Gameten von Protosiphon zu Parthenosporen, wenn er sie bei einer Temperatur von 26—27° sich entwickeln ließ[3]).

---

[1]) Bd. XXIV, 1897, pag. 114.

[2]) Über Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellschaft 1900, pag. 99.

[3]) G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, pag. 209.

Alexander Nathansohn experimentierte vornehmlich mit Marsilia vestita. Die Sporokarpien stammten von W. R. Shaw. Isolierte Makrosporen dieser Sporokarpien bildeten, bei Zimmertemperatur und auch bei 36 ° C ausgesäet, keine Embryonen. Wohl aber geschah dieses bei „Anwendung von Temperaturen, welche gerade noch die Ausbildung einer Eizelle erlauben". Es bestätigte sich so die Vermutung, daß „das Ei dadurch einen vegetativen Charakter" erhalten würde. Die von Mikrosporen befreiten Makrosporen ließ Nathansohn zum Teil bei Zimmertemperatur, etwa 18 ° C, zum Teil bei 34,5 – 35 ° C keimen, die Kultur der letzteren setzte er dann, nach annähernd 24 Stunden, bei etwa 27 ° C fort. Während 754 Makrosporen bei Zimmertemperatur ein einziges Mal parthenogenetische Embryobildung aufzuweisen hatten, lieferten die bei 35 ° C gekeimten 7,3 % solcher Embryonen. Von geschlechtlich erzeugten Keimen zeichneten sich die parthenogenetisch entstandenen durch ein besonderes Verhalten aus. Zunächst wurde der Beginn ihrer Entwicklung um etwa einen Tag verzögert, dann zeigten sie sich in ein aus ziemlich großen Zellen bestehendes, durch Gewebewucherung vergrößertes Prothallium eingebettet. Doch nur Marsilia vestita und speziell das J. R. Shawsche Sporokarpienmaterial, führte in so deutlicher Weise diese Eigentümlichkeit vor. Sporokarpien von Marsilia vestita, die Alexander Nathansohn von W. Pfeffer erhielt, lieferten, bei 35 ° C ausgesäet, in der Mehrzahl der Fälle ebenfalls 6—10 % parthenogenetischer Keime, während gelegentlich der Erfolg ganz ausbleiben konnte. Andererseits kam es vor, daß einzelne Aussaaten auch bei gewöhnlicher Temperatur einige parthenogenetische Keime zeitigten. Auf bereits fertige Eier von Marsilia vestita blieben Temperaturen von etwa 36 – 38 ° C ohne Einfluß. Wurden hingegen die Sporen noch etwa 16—20 Stunden bei 18 ° C, oder 7 Stunden bei 25—27 ° C gehalten und dann in 36 ° C übergeführt, so ergab das in manchen Versuchen sogar 20—25 % in Teilung eintretender Eier, von denen die meisten sich aber bräunten und nur einzelne es bis zur Bildung eines wirklichen Embryo brachten.

Von Marsilia macra gibt Alexander Nathansohn an, bei 35 ° C fast 12 % parthenogenetische Keime erhalten zu haben, bei Zimmertemperatur keinen einzigen.

Alexander Nathansohn verfügte außerdem über Sporokarpien von Marsilia Drummondii, die ihm K. Goebel überließ. K. Goebel hatte bereits festgestellt, daß die Mikrosporen dieser Sporenfrüchte nicht keimten, Embryobildung an den Makrosporen trotzdem erfolgte.

Die von Alexander Nathansohn bei Zimmertemperatur vorgenommenen Aussaaten ergaben 90—100 % parthenogenetischer Keime. Sporokarpien, die W. R. Shaw als Marsilia Drummondii sandte, zeigten in ihrem Verhalten eine große Mannigfaltigkeit. Ein Teil der Makrosporen wollte überhaupt nicht keimen, ein anderer Teil bildete bei Zimmertemperatur 7,4 % parthenogenetischer Keime, deren Erzeugung durch Erhöhung der Temperatur bis auf 29 % sich steigern ließ, ein noch anderer Teil bildete endlich, sowohl bei gewöhnlicher als auch erhöhter Temperatur, aus sämtlichen oder fast sämtlichen Makrosporen parthenogenetische Keime.

Als Marsilia Drummondii standen Alexander Nathansohn endlich auch Sporokarpien zur Verfügung, die er von W. Arnoldi erhielt, die aber in Gestalt und Größe nicht wenig von dem W. R. Shawschen Material abwichen. Aus fast sämtlichen Makrosporen dieser Früchte gingen bei Zimmertemperatur parthenogenetische Keime hervor, dabei erwiesen sich die Mikrosporen als keimfähig. Wurden isolierte Makrosporen, die bei Zimmertemperatur ihre Prothallien ausgebildet hatten, bei etwa 9° C weiter kultiviert, so drückte das die Zahl der parthenogenetischen Keime auf 30—35 % hinab, während Makrosporen mit den keimfähigen Mikrosporen vermischt, unter entsprechenden Bedingungen wenigstens 80 % Keime lieferten. Läßt man die isolierten Makrosporen bei etwa 9° C ihre ganze Entwicklung durchmachen, so erzeugen sie so gut wie keine Keime, während sie mit Mikrosporen vermischt, deren immer noch eine beträchtliche Anzahl bilden. In Zimmertemperatur übergeführt, entschließen sich auch solche isolierte Makrosporen, welche bei niederer Temperatur ihre Prothallien reiften, zur Keimbildung.

Die ausgedehnten Untersuchungen, die ich im Laufe der letzten Jahre über die Apogamie der Eualchimillen angestellt hatte[1], mußten in mir den Wunsch erwecken, auch Marsilia in den Kreis meiner Beobachtungen zu ziehen. Schien es doch, nach den Angaben von Alexander Nathansohn, als wenn bei Marsilien echte Parthenogenesis vorliege. Denn es sollten, je nach Umständen, sich ein und dieselben Eier, mit oder ohne Befruchtung, weiter entwickeln können, wobei höhere Temperatur die parthenogenetische Keimbildung aus ihnen förderte. Also mußten es doch wohl mit der einfachen Chromosomenzahl ausgestattete, befruchtungsfähige Eier sein, welche in die parthenogenetische Weiterentwicklung eintraten. Möglicherweise sorgten da vegetative Kernverschmelzungen zu Beginn der Keimbildung für die Verdoppelung der Chromosomenzahl. Dieser Gedanke schwebte mir bereits beim Abfassen meiner Alchimillen-Arbeit vor und ich brachte ihn dort zum Ausdruck[1]). Dann würde es sich in den Eiern der Marsilien, bei parthenogenetischem Entwicklungsantritt, etwa so, wie, nach M. K. Kostanecki[2]), in den zur künstlichen Parthenogenesis angeregten Eier von Macra, oder wie, nach Alexander Petrunkewitsch[3]), in den Drohneneiern zutragen und der ersten Teilung des Eikerns eine Verschmelzung seiner Tochterkerne folgen. Ich mühte mich daher zu Beginn meiner Marsilia-Untersuchungen vor allem ab, den ersten Teilungszustand der unbefruchteten Eier zu erlangen. Der Verlauf der Beobachtungen wies der ganzen Aufgabe bald eine andere Richtung an.

---

[1] Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, Bd. XLI, pag. 88.

Mit der Bitte um Untersuchungsmaterial wandte ich mich zunächst an K. Goebel, von dem bereits Alexander Nathansohn besonders wertvolle Sporokarpien von Marsilia Drummondii erhalten hatte. In entgegenkommendster Weise stellte mir K. Goebel sein gesamtes Material zur Verfügung, das aus dem Anfang der 90er Jahre stammte und von Ferdinand v. Müller gesammelt worden war. Ich erhielt so von Goebel gegen 100 Sporokarpien, die ich annähernd für meine Versuche verbrauchte.

Die in unseren botanischen Gärten kultivierten Marsilien fruchten meist reichlich, doch liefert nur ein Teil von ihnen, und auch nicht immer, keimfähige Sporen. Über ein ähnliches Verhalten der Marsilien des Berliner botanischen Gartens berichtete Alexander Braun schon im Jahre 1870[4]), wobei er im besonderen noch hinzufügte, daß er von neuholländischen Arten in Berlin keine eigentlich reifen Früchte erhalten habe, während in Süddeutschland (Karlsruhe) solche erzogen wurden und auch in Bordeaux Durieu sie geerntet habe[1]. Zur Erlangung der Reife dieser Früchte gehöre hinreichende Wärme und trockene Witterung; ein kühles und regnerisches Spätjahr verhindere sie. Daß übrigens Alexander Braun schließlich von seiner ganz ansehnlichen Zahl im Berliner botanischen Garten kultivierter Marsilien Keimpflanzen zu erlangen vermochte, das beweisen seine in allen großen Herbarien verbreiteten Marsilien-Exsiccate, denen er solche Keimpflanzen beifügte[2]. Auch von den natürlichen Standorten unserer Marsilia quadrifoliata ist es bekanntlich nicht leicht gute Früchte zu bekommen; das bringt Alexander Braun damit in Verbindung, daß diese Pflanze an Stellen wachse, welche bei eintretender feuchter Witterung im Spätsommer wieder unter Wasser gelangen, wodurch die unreifen Früchte am Reifen gehindert werden, die reifen dagegen aufspringen und sich entleeren. Die von den botanischen Gärten in Samenverzeichnissen angebotenen Sporokarpien von Marsilien sind fast stets unbrauchbar.

---

[1]) l. c., p. 119.

[2]) Über die Veränderungen im Innern des unter dem Einfluß von KCl-Gemischen künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Macra. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, Math.-Naturwiss. Kl., 1904, pag. 70.

[3]) Zuletzt in künstliche Parthenogenese, Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904, Sonderabdr., pag. 10.

[4]) Neuere Untersuchungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia, Monatsbericht d. Berliner Akad. 1870, pag. 661, Anm. 1.

Dafür besitzen normal ausgereifte Marsilia-Sporokarpien die wertvolle Eigenschaft, daß sie längere Zeit ihre Keimfähigkeit bewahren. Alexander Braun erzog 1865 eine Marsilia diffusa var. approximata A. Br. aus Sporenfrüchten, die Pervillé 1841 auf Madagaskar sammelte. Im Jahre 1870 gewann er die ostindische M. Coromandeliana W. aus Früchten, die Dr. Thomson 1845 geerntet hatte. Weiter gibt Alexander Braun 1872 an, daß die von McKinlays in den Jahren 1861—62 ausgeführten Expedition stammenden steinharten Früchte der Marsilia elata noch nie bei seinen Keimungsversuchen versagt hätten und daß er sogar aus den 34 Jahre alten Früchten der M. pubescens Ten., die Esprit Fabre 1838 sammelte, immer noch junge Pflanzen erhalte.

Sehr wichtig war es für mich, das an Marsilien so überaus reiche Berliner Herbar, das Alexander Brauns Sammlungen enthält, auf reife Marsilia-Sporokarpien durchsehen zu dürfen. Herr Dr. Diels unterstützte mich dabei in gefälligster Weise. Da die Filicoiden des Berliner Herbar nicht vergiftet werden, fiel die Besorgnis einer etwaigen Schädigung der Keimfähigkeit der Sporen durch dieses Verfahren weg. Eine größere Zahl anscheinend reifer Sporokarpien verschiedener Arten konnte ich infolgedessen auf ihre Keimfähigkeit prüfen. Leider reichte das meiste

---

1) Nachträgliche Mitteilungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia. Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1872, pag. 638.

2) Vergl. auch die letztgenannte Veröffentlichung auf pag. 636, 637 und besonders 638.

Material bis auf Alexander Brauns Zeiten zurück und hatte ein Alter von mehr als 30 Jahren aufzuweisen. Daher war es für mich von großem Werte, gleichzeitig von Dr. L. Diels Sporenfrüchte zu erhalten, die er 1901 in Westaustralien am Irwin River sammelte und als Marsilia Drummondii A. Br. bestimmte. Dann hatte R. v. Wettstein, auf meine Bitte hin, die Güte, mich mit Sporokarpien von „Marsilia Drummondii“ zu versorgen, die ihm 1895 aus dem botanischen Garten in Viktoria zugesandt worden waren. Außerdem konnte ich zu meinen Versuchen Sporokarpien von Marsilia vestita H. et G. verwenden, die Douglas H. Campbell 1892 in Kalifornien gesammelt und mir schon vor Jahren freundlichst überlassen hatte. Hinzu kam noch eine Anzahl Sporokarpien derselben Art, die mir Anstruther A. Lawson aus Amerika mitbrachte. Großen Wert erlangten endlich für mich Sporokarpien von „Marsilia Drummondii“, die ich dank der Vermittlung von Dr. D. H. Scott und Sir Dietrich Brandis aus der Sammlung der Kew-Gardens erhielt, und die durch eine zweite Sendung zu ergänzen der Direktor der Kew-Gardens, D. Prain, dann die Güte hatte. Nach diesen Sporokarpien in Kew zu fahnden, hatte mich eine briefliche Mitteilung von Walter R. Shaw veranlaßt, aus der hervorging, daß er sein spermatozoidenbildendes Material von „Marsilia Drummondii“ dem Museum von Kew verdankte und daß es von Ferdinand v. Müller dorthin gesandt worden sei. Die in zwei gesonderten Gläsern in Kew aufbewahrten, mit demselben Namen belegten Sporokarpien hatte einerseits Ferdinand v. Müller in Wimmera, Victoria Australia 1894, andererseits F. M. Bailey in dem Diamantina-Distrikt, Queensland 1892 gesammelt. Die ersten stimmten in ihrem Aussehen mit dem Goebelschen Material überein, die zweiten waren allem Anscheine nach von ihm verschieden.

Unter zahlreichen Sporokarpien von Marsilia quadrifoliata, die ich aus verschiedenen botanischen Gärten bezog, keimten nur vier, die aus Erlangen stammten. Herr Dr. Charles Joseph Chamberlain in Chicago war endlich so gefällig, mir Sporokarpien aller Entwicklungszustände von Marsilia quadrifoliata zu senden, die er in Chromosmiumsäure fixiert und in Paraffin eingebettet hatte.

Die Angabe von K. Goebel, daß seine Sporokarpien von Marsilia Drummondii ausschließlich sterile Mikrosporen führen, konnte ich, ebenso wie Alexander Nathanson, nur bestätigen. Da die Makrosporen derselben Sporokarpien Keime bildeten, mußten diese ohne Befruchtung entstehen. Fast alle Mikrosporen des Goebelschen Materials blieben auch nach längerem Verweilen in Wasser von gewöhnlicher oder höherer Temperatur geschlossen. Mikrotomschnitte lehrten, daß der Inhalt der meisten dieser Sporen geschrumpft und dann auch mehr oder weniger desorganisiert war. Die Mikrosporen der von R. v. **Wettstein** und der v. **Müller**schen aus Kew gesandten Sporokarpien der „Marsilia Drummondii“ verhielten sich ebenso, und die **Diel**schen nicht viel anders. Spermatozoiden vermochten auch letztere in keinem einzigen Falle zu erzeugen. In den Mikrotomschnitten aus dem **Diel**schen Material wurden doch aber stellenweise solche Mikrosporen angetroffen, die sich geöffnet, ihren Inhalt vorgewölbt und auch einige Teilungen ausgeführt hatten. War man einer derartigen Spore im Präparat begegnet, so konnte man auch andere in der Nähe erwarten; der ganze Sorus verriet dann einige Entwicklungsfähigkeit. Für die Mikrosporen jener Sporokarpien, die **Alexander Nathansohn** von **Arnoldi** als M. Drummondi erhielt, die jedoch, wie er angibt, in Gestalt und Größe nicht unwesentlich von Sporokarpien der M. Drummondii anderer Herkunft abweichen, wurde Keimfähigkeit von ihm festgestellt. Diese Mikrosporen müssen es wohl bis zur Bildung von Spermatozoiden gebracht haben, da er sie zu „Befruchtungsversuchen“ verwendete[2]. Über die Erzeugung von Spermatozoiden aus den Mikrosporen seiner M. Drummondii berichtete auch W. R. **Shaw**[3]. Ihre Bildung war in annähernd 18 Stunden nach erfolgter Aussaat vollzogen, und 6 Stunden später fand man sie sämtlich befreit. Aus den durch **Ferdinand** v. **Müller** gesammelten Sporokarpien von „Marsilia Drummondii“, die ich aus Kew erhielt, vermochte ich hingegen, wie ich zuvor schon erwähnte, ebensowenig wie aus dem **Goebel**schen, dem von **Wettstein**schen und dem **Diel**schen Material, Spermatozoiden zu erziehen. Es frägt sich also, ob die **Shaw**schen Sporokarpien aus Kew und die meinigen derselben Sendung v. **Müllers** entstammten. Das soll später noch erörtert werden.

In unseren Kulturen erhielt ich aus den **Goebel**schen Sporokarpien Pflanzen, die zu der Beschreibung, die **Alexander Braun** von Marsilia Drummondii A. Br. (M. Drummondii occidentalis) gibt, annähernd stimmten[4], so auch verhielten sich im wesentlichen die Pflanzen, die, ebenfalls apogam, aus den v. **Wettstein**schen und v. **Müller**schen (Kew) Sporokarpien hervorgingen. Die apogam aus dem **Diel**schen Material erzogenen Keimpflanzen gingen durch ein Versehen des Gärtners zugrunde. Lebende Marsilien, die ich als M. Drummondii

---

1) l. c., pap. 105.

2) l. c., pag. 106.

3) Parthenogenesis in Marsilia, l. c. pag. 114.

4) Neuere Untersuchungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia. Monatsbericht d. Akad. d. Wiss. zu Berlin aus dem Jahre 1870, pag. 716 und 737.

in mehreren Exemplaren von R. Pirotta aus dem botanischen Garten zu Rom erhielt, wichen auch nur wenig von meinen anderen Exemplaren der M. Drummondii ab, ebenso eine Pflanze, die mir aus dem botanischen Garten zu München gesandt wurde. — Die von F. M. Bailey in Queensland gesammelten Sporokarpien, die in Kew als „Marsilia Drummondii“ aufbewahrt werden, zeigten sich zu apogamer Fortpflanzung nicht befähigt. Sie produzierten vielmehr auf geschlechtlichem Wege Pflanzen, die als Marsilia elata A. Br. gelten müssen. Nicht unähnliche, doch kräftigere, in den botanischen Gärten zu Göttingen und Bonn reichlich fruktifizierende Pflanzen unbekannter Herkunft, die bisher als Marsilia Drummondii etikettiert waren, stellten sich als Marsilia Nardu A. B. (M. Drummondii orientalis) heraus. — Hinzugefügt sei noch, daß ich außerdem geschlechtliche Fortpflanzung und die Unfähigkeit zu apogamer Fortpflanzung für Marsilia vestita Hook., M. aegyptiaca Willd. und M. quadrifoliata L. feststellte. Unter den Sporokarpien von M. vestita zeigten sich auch von E. Palmer im Jahre 1892 gesammelte keimfähig. In älteren Sporokarpien, über die ich verfügte, vornehmlich aus den 70er Jahren, der Zeit, wo Alexander Braun das umfangreiche Material zusammenbrachte, war die Keimfähigkeit der Sporen erloschen. Eine Ausnahme hiervon bildete nur eine Minderzahl von Sporokarpien, die einem Exemplar von M. aegyptiaca entnommen worden waren, das Schweinfurth Ende Mai 1876 bei Kairo gesammelt hatte. — Material für Sporenentwicklung schöpfte ich auch aus Sporokarpienanlagen von Marsilia macra A. Br., M. hirsuta R. Brown und M. quadrifoliata unseres botanischen Gartens.

Die Bestimmung der Marsilien ist keine leichte Aufgabe. Sie läßt sich überhaupt nur dann mit einiger Aussicht auf Erfolg unternehmen, wenn man ein großes, sorgfältig in dieser Gattung revidiertes, womöglich mit Alexander Braunschen Originalexemplaren ausgestattetes Herbar zu rate ziehen kann. Im besonderen wird die Bestimmung schwierig, wenn es sich um eine der formenreichen Gruppen dieser Gattung handelt, vor allem der Gruppe der Marsilia Drummondii. Die einander sehr ähnlichen, wenn auch nicht völlig übereinstimmenden Pflanzen, die ich einerseits als Marsilia Drummondii aus München und Rom erhielt, andererseits aus Sporokarpien erzog, die von Ferdinand v. Müller und im botanischen Garten in Viktoria mit dem gleichen Namen belegt worden waren, habe ich in dieser Arbeit unter Marsilia Drummondii zusammengefaßt. Alle diese Pflanzen stimmten in ihrem Habitus bis auf geringe Abweichungen überein und waren sie sämtlich apogam. An der richtigen Bezeichnung von M. quadrifoliata und M. vestita hatte ich keinen Grund zu zweifeln. Die Namen der sonstigen Marsilien, die ich in den Kreis meiner Beobachtung zog, oder mit denen ich meine Versuche anstellte, sind in Berlin bestimmt worden. Bei meinen eigenen Versuchen die Bestimmung auf Grund der Alexander Braunschen Beschreibung[1]) vorzunehmen, kam ich nicht zu einem befriedigenden Ergebnis. Ich gewann vielmehr die Überzeugung, daß eine sichere Benennung der Arten in den polymorphen Gruppen auf diesem Wege kaum möglich sei. Gibt doch Alexander Braun selber für die Gruppe der Marsilia Drummondii an[2]), daß die von ihm vorgenommene Sonderung der Formen nur als eine vorläufige gelten könne. — Den Braunschen Intensionen war jedenfalls am nächsten durch Vergleich seiner Originalexemplare im Berliner Herbarium zu kommen. Mein Kollege A. Engler hatte die Güte diesen Vergleich zu veranlassen. Professor G. Hieronymus führte ihn aus und nahm die Bestimmung der fraglichen Arten vor, wofür ich ihm besten Dank schulde. Für diejenigen Formen, die ich in dieser Arbeit als Marsilia Drummondii zusammenfasse, war beim Vergleich im Berliner Herbar die Identität mit Alexander Brauns M. Drummondii nicht sicher zu stellen. Professor Hieronymus schrieb mir darüber: Vielleicht ist es M. Drummondii A. Br. (M. Drummondii occidentalis), dessen einziges von Braun mit diesem Namen versehenes Exemplar allerdings auch nicht völlig mit den gesandten Exemplaren übereinstimmt. Die Bestimmung der Marsilien ist nicht leicht, da sie oft nach den Standorten variieren. Prof. Hieronymus sandte mir das in Betracht kommende Exemplar. Es ist von Drummond am Schwanenflusse gesammelt worden. Es weicht tatsächlich nicht mehr von meinen verschiedenen Exemplaren der M. Drummondii ab, als diese unter einander. So ließ ich ihnen auch allen hier diesen Namen. Um festzustellen, daß es sich bei der Abweichung, die meine verschiedenen Exemplare zeigen, um erblich fixierte Merkmale handelt, dazu wären langjährige fortgesetzte Kulturen nötig, auf deren Ergebnis ich mit der Veröffentlichung dieser Untersuchungen nicht warten kann.

Bemerkt sei im Anschluß noch, daß man gegen alle Namen, mit welchen die Marsilien in botanischen Gärten versehen sind, sich möglichst kritisch zu verhalten habe. In noch höherem Maße wäre Vorsicht der Bezeichnung gegenüber, welche Sporokarpien tragen, geboten. Letztere sollte man dann nur einer gegebenen Spezies zuschreiben, wenn man sie aus ihnen erzogen hätte.

---

1) l. c. Monatsber. d. Berliner Akad. 1870.

2) l. c. Anm. 1, pag. 734.

Meine Bemühungen aus den Kernbildern der ganz vereinzelt in die ersten Keimungsstadien eingetretenen Mikrosporen des mir zur Verfügung stehenden apogamen Marsilia Drummondii A. Br.-Materials mir ein Urteil über die vorhandene Chromosomenzahl zu bilden, mußten als aussichtslos aufgegeben werden. In den Prothallien der Makrosporen und ihren ohne Befruchtung erzeugten Keimanlagen gelang es mir hingegen bald, die gewünschten Zahlen zu erlangen.

Es erscheint fast überflüssig hervorzuheben, daß für die Lösung der hier gestellten Aufgabe entsprechend tingierte Mikrotomschnitte zur Anwendung kommen mußten. Die Fixierung der Objekte erfolgte ganz vorwiegend mit Chromosmiumessigsäure, in einzelnen Fällen, des Vergleichs wegen, mit Zinkchlorid-Eisessigalkohol[1]); gefärbt wurde mit Safranin-gentianaorange oder mit Eisenhämatoxylin.

Die Figuren, die ich dieser Arbeit beigebe, suchte ich, soweit als nur irgend möglich, unter der Camera fertigzustellen. Ich ziehe vielfach vor, einer Figur das skizzenhafte Aussehen, das sie bei solcher Herstellungsart zunächst erhält, zu lassen, als sie durch saubere Ausführung weiterhin zu verderben. Meist leidet die Naturtreue unter den Korrekturen, und es tritt das, was man in der Figur zu sehen meint, deutlicher als in der Wirklichkeit hervor.

Die Chromosomen der Makrosporenkerne von Marsilia Drummondii A. Br. haben die Gestalt feiner nicht eben langer Fäden. Sie sind in den Kernplatten meist zusammengedrängt und ineinander verflochten, was die sichere Bestimmung ihrer Zahl erschwert (Fig. 11, 12, 15 Taf. III, 35, 38 Taf. V), doch glaube ich nicht zu irren, bezw. der Wirklichkeit möglichst nahe zu kommen, wenn ich diese Zahl auf 32 angebe.

Was mir nun sofort durch seine Tragweite imponierte, war der Umstand, daß die Zahl der Chromosomen in den Kernen der Prothalliumzellen (Fig. 11, 12 Taf. III, 37, 38 Taf. V) nicht geringer als in den Zellen der Keimanlagen (Fig. 28 Taf. IV, 35 Taf. V) war. Da warf sich denn sofort die Frage auf: Liegt hier wirklich ein Fall vor, wie er mir bisher nicht begegnete, daß ein auf die doppelte Chromosomenzahl eingerichteter Sporophyt mit einfacher Chromosomenzahl sich entwickelt, oder hat man es nur mit einem weiteren Beispiel von Apogamie zu tun, und ist das Prothallium mit der doppelten, statt der einfachen Chromosomenzahl ausgestattet? Doch zunächst schien es schwer, diese letzte Annahme mit den Angaben von Alexander Nathansohn in Einklang zu bringen.

---

[1]) Nach H. O. Jüel: 2 g Zinkchlorid, 2 ccm Eisessig, 100 ccm 45—50 % Alkohol. Über den Pollenschlauch von Cupressus, Flora 1904, Bd. XCIII, pag. 56.

Den entscheidenden Vergleich mit der Chromosomenzahl in den Kernen der Mikrosporen derselben Spezies ließ, wie schon erwähnt wurde, das mir zur Verfügung stehende apogame Material nicht zu. Ich wandte mich daher an die Wurzeln eines im hiesigen botanischen Garten unter dem Namen Marsilia Drummondii kulivierten Exemplares, das ich jetzt richtiger als M. Nardu (M. Drummondii orientalis) bezeichnen müßte. Das in einem flachen Topfe kultivierte Gewächs bildete, nach seiner Überführung in ein Warmhaus, wo es ein wenig in Wasser tauchte, alsbald neue Wurzelspitzen, die entsprechend fixiert und tingiert in Schnittserien zur Beobachtung gelangten. Da diese Wurzelspitzen auch zahlreiche Anlagen von Seitenwurzeln bargen, so war es leicht, nicht nur Seitenansichten, sondern auch Polansichten (Fig. 5, 6 Taf. III) von Kernplatten zu erlangen. Es stellte sich heraus, daß die Kerne der Wurzeln dieser Marsilia[1]) die nämliche Zahl von Chromosomen führen, die mir in den Prothallien und Keimanlagen der apogamen Pflanze entgegengetreten waren, somit, allem Anscheine nach, 32, und daß also in dieser Zahl die Doppelzahl der Chromosomen zum Ausdruck kommt, jene Zahl, die der sporophyten — oder wie ich vorgeschlagen habe, sie zu nennen[2]), der diploiden — Generation zukommt.

Ein Blick auf W. R. Shaws[3]) oder Wl. Belajeffs[4]) Bilder der Kernteilungen in den Mikrosporen von Marsilia vestita genügte auch für die Feststellung der Tatsache, daß die Zahl der Chromosomen dort geringer als in meinen apogamen Prothallien sei. W. R. Shaw und Wl. Belajeff, die andere Ziele in ihrer Arbeit verfolgten, haben sich nicht veranlaßt gesehen, die Zahl der Chromosomen in den von ihm untersuchten Mikrosporen zu bestimmen. Das eingehende Studium der von W. R. Shaw auf meine Bitte im hiesigen Institut zurückgelassenen zahlreichen Präparate, sowie neuere aus dem Douglas H. Campbellschen und eigenem Material hergestellten Schnittserien, gestattete mir die Zahl der Chromosomen in den Teilungsbildern als 16 sicherzustellen (Fig. 56, 57 Tafel VI). Dieselbe Zahl trat mir auch in den sich teilenden Prothalliumkernen der Makrosporen von Marsilia vestita entgegen

---

[1]) Und so auch der Marsilia quadrifoliata, Tafel III, Fig. 7.

[2]) Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage. I. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, pag. 62.

[3]) Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. 1898, pag. 177, Tafel XI.

[4]) Über die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. Deutschen Bot. Gosellsch. 1899, pag. 199, Tafel XV, Fig. 8—18.

(Fig. 43, 44, 45, 46 Tafel V), während ich die Zahl 32 in ihren Keimen fand (Fig. 47, 48 Tafel V). Die Sporokarpien der Marsilia vestita, die mir Douglas H. Campbell gesandt hatte, sowie jene, die ich durch L. Diels aus dem Berliner Herbarium erhielt. mit der Angabe, daß sie von Dr. E. Palmer 1892 in Californien gesammelt worden seien, endlich auch die, welche ich A. A. Lawson verdanke, stellten sich sämtlich als auf Befruchtung eingerichtet heraus.

Ich lasse nun die Schilderung der Vorgänge folgen, die ich bei der Anlage der Prothallien meiner von Goebel stammenden apogamen Marsilia Drummondii beobachtet habe. Diese Entwicklung ging, wie sich alsbald zeigte, genau so vor sich, als wenn die Kerne der Makrospore einfachchromosomig, oder wie ich es zu nennen vorschlug, haploid gewesen wären. Sie vollzog sich in der von Douglas H. Campbell für Marsilia vestita[1]) geschilderten Weise[2]). Zwei Stunden, auch wohl etwas später, nach der Aussaat in Wasser, teilt sich, falls die Makrospore überhaupt keimfähig ist, der verhältnismäßig große in der oberen Plasmaansammlung der Sporenhöhlung gelegene Kern. Eine Scheidewand grenzt die vorgewölbte Scheitelpapille von dem, die großen Stärkekörner bergenden Innenraum ab. Nunmehr werden entweder dieser Scheidewand nach einander drei senkrechte, peripher gelegene Wände aufgesetzt, die eine innere größere Zelle von drei flachen Hüllzellen trennen, und von der Innenzelle hierauf eine flache Basalzelle abgegrenzt, oder die Bildung der Basalzelle folgt auf die Anlage der ersten oder der zweiten Hüllzelle, oder endlich die Basalzelle wird vor den Hüllzellen gebildet[3]), die ihr somit aufsitzen (Fig. 13, 14, 15 u. 16 Tafel III). Die seitlichen Hüllzellen und die basale Zelle sind augenscheinlich gleichwertig. Die Basalzelle zerfällt bald nach ihrer Entstehung in vier Quadranten, welche durch bogenförmig gekrümmte Wände in Oktanten zerlegt werden. Auch in den Seitenzellen der Anlage treten Scheidewände auf und zerlegen sie in übereinander gelegene Stockwerke (vergl. die zuvor zitierten Figuren). Hierauf gibt die innere Zelle eine flache obere Zelle ab, die sich über Kreuz teilt. Einige weitere Teilungen spielen sich in den unteren Zellen ab, um

---

1) On the Prothallium and Embryo of Marsilia vestita. Proceedings of the California Acad. of Science 1892, pag. 183 und The structure and development of Mosses and Ferns. Sec. Edit. 1905, pag. 422.

2) Meine eigenen Figuren zu Marsilia vestita, vergl. Fig. 42—49, Tafel V.

3) Bei Pilularia ist letzteres das gewohnte Verhalten. Douglas H. Campbell, The Development of Pilularia globulifera. Ann. of Bot. 1888, Bd. II, pag. 245 und The Structure etc., pag. 424.

sie in eine, doch stets nur wenigzellige, einschichtige Gewebescheibe zu verwandeln. Es treten dann auch perikline Scheidewände in der seitlichen Hülle auf, die an den entsprechenden Stellen doppelschichtig wird. Auch in den vier oberen Zellen wiederholt sich meist die Teilung, um zwei Stockwerke in dem sich übrigens nur schwach vorwölbenden Archegoniumhalse anzulegen (Fig. 17 Tafel III). — Das ist der gewohnte Verlauf der Entwicklung, von dem einige Abweichungen vorkommen, die für uns aber belanglos bleiben. Aus dem Vergleich mit anderen Pteridophyten ergibt sich, wie mir scheint, sicher, daß in dem Gebilde, das von der Makrospore einer Marsilia erzeugt wird, nur die Zentralzelle und der über ihr befindliche Hals als Bestandteile des Archegoniums anzusehen sind; die unteren Zellen auf welchen die Zentralzelle ruht, sowie die seitlich die Zentralzelle umhüllenden Zellen aber dem Prothallium angehören. Wo „Basalzellen" dem Archegonium selbst zukommen, wird die Zelle, die ihre Bildung einleitet, erst nach der Halszelle von der Innenzelle abgegrenzt. So bei Botrychium, bei Marattialen, wo die Basalzelle aber auch fehlen kann, und zahlreichen leptosporangiaten Farnen. Marsilia, der somit eine Basalzelle am Archegonium selbst abgeht, verhält sich darin wie die anderen Hydropterideen, auch wie meist die Equisetineen und wie die Lycopodiales[1].

Von der Zentralzelle wird meist noch, bevor die obere Hüllzelle in Teilung eintritt, eine flache, wenig vorgewölbte Halskanalzelle abgegrenzt (Fig. 14, 15 Taf. III). Der Halskanalzellbildung pflegt die Anlage der Bauchkanalzelle dann rasch zu folgen. Unsere Fig. 15 Taf. III führt eine Kernspindel vor, die für diesen Teilungsschritt ausgebildet war, und die bei hinreichender Vergrößerung auch die Abzählung der doppelten Chromosomenzahl gestattete (Fig. 15b Tafel III). Die Bauchkanalzelle fand ich stets weit stärker als die Halskanalzelle gegen die Zentralzelle vorgewölbt. Sie erreichte andererseits meist nicht im Umkreis die Ränder der Halskanalzelle (Fig. 16 Tafel III). Damit waren die Teilungen der Zentralzelle entweder schon abgeschlossen, sie selbst somit als Ei fertiggestellt, oder die Zentralzelle führte noch eine Teilung aus, um eine zweite Bauchkanalzelle der ersten hinzuzufügen. Diese Bauchkanalzelle setzte mit gleich starker Vorwölbung an die vorhergehende an, ohne meist ihre volle Breite zu erreichen (Fig. 16 Tafel III).

Marsilia Drummondii A. Br. kann somit zwei oder drei Kanalzellen über ihrem Ei bilden. Die erste dieser Zellen ist eine Halskanalzelle, die folgende bezw. die beiden folgenden Bauchkanalzellen. Wo zwei Bauchkanalzellen vorhanden sind, wurden sie nacheinander von der Zentralzelle und nicht durch Teilung der ersten Bauchkanalzelle erzeugt. Bei Marsilia vestita, der geschlechtlichen Pflanze, fand ich stets nur zwei Kanalzellen, davon die eine Hals-, die andere Bauchkanalzelle. Eine nachträgliche Teilung der Halskanalzelle ist mir in der Gattung nicht vorgekommen, für welche somit jene fortgeschrittene Reduktion der Halskanalzellenbildung allgemein gilt, auf welche K. Goebel in seiner Organographie aufmerksam macht[1]). Nach Douglas H. Campbell kann hingegen bei Salvinia eine Teilung des Halskanalkerns erfolgen[2]).

---

[1] Zu vergleichen wäre das im besondern bei Douglas H. Campbell, The structure etc., pag. 240, 279, 318, 401 ff., 451, 487, 516 und 543.

Während das Archegonium der apogamen Marsilia Drummondii reift, wölbt sich sein Hals etwas vor und es drängt sich zwischen seine Zellen die Halskanalzelle hinein, die sich in der entsprechenden Richtung streckt und zuspitzt (Fig. 16, 17, 18 Tafel III). Ihr Cytoplasma wird allmählich schaumig, ihr Kern größer und inhaltsärmer, doch ohne daß es zur Auflösung ihres Zelleibes kommt. So auch bleiben die beiden Bauchkanalzellen, bezw. die eine der beiden, in fast unversehrter oder in nur mehr oder weniger veränderter Gestalt erhalten. Zu einer Verschleimung dieser Zellen kommt es nicht, wie auch ein Öffnen des Archegoniumhalses unterbleibt. Ein Vordringen von Spermatozoiden bis zum Ei wäre hier somit unter keinen Umständen möglich. Anders bei der geschlechtlichen Marsilia vestita, bei welcher die Hals- und die Kanalzelle verschleimen und zu dem sich öffnenden Archegoniumhalse entleert werden.

Mediane Längsschnitte durch solche Makrosporen, die reife Prothallien ausgebildet haben, zeigen den Kern, der beim ersten Teilungsschritt dem Innenraum der Spore zufiel, stark verändert. Er weist bedeutende Größe auf, ein lockeres, körniges Gefüge im Innern, unregelmäßig scheibenförmige oder auch wurstförmige Gestalt. Häufig ist er an einzelnen Stellen mehr oder weniger tief durchschnürt, auch wohl in getrennte Abschnitte fragmentiert (Fig. 23, 24, 27 Tafel IV), worauf bereits W. C. Coker[3]) aufmerksam gemacht hat. Das erste Bild, welches W. C. Coker seiner kurzen Notiz über diesen Gegenstand hinzufügt, ist mir aus einem anderen Grunde noch interessant. Es soll einen medianen Längsschnitt durch das reife Archegonium von „Marsilia Drummondii“ darstellen, welches aber W. C. Coker so vorführt, als wenn ein Öffnen seines Halses und eine Entleerung seiner Halskanalzelle erfolgt wäre. Es hätte somit nur, falls es sich wirklich um die Makrospore derselben Marsiliaart handelte, eine geschlechtliche Form dieser Art sein können.

---

[1]) Vergl. pag. 397.

[2]) The Structure etc., pag. 403.

[3]) Botanical Gazette 1903, Bd. XXV, pag. 137.

Ich betone nochmals, daß die Entwicklungsvorgänge an den einfachchromosomigen Makrosporen von Marsilia vestita in allen wesentlichen Punkten denen an den doppelchromosomigen der Marsilia Drummondii gleichen, eine Feststellung, aus der wir weiterhin die entsprechenden Folgerungen zu ziehen haben werden.

Bevor das unbefruchtete Ei der Marsilia Drummondii, trotz seiner Doppelzahl von Chromosomen, sich entschließt, in die apogamische Entwicklung einzutreten, ist, allem Anschein nach, ein gewisser Widerstand zu überwinden. Zum mindesten boten Makrosporen, die zu einer Zeit fixiert worden waren, die den Beginn der Keimentwicklung erwarten ließ, stets zahlreiche noch ruhende Eier dem Beobachter dar. Es hatte eben an jener Anregung zur Keimentwicklung gefehlt, die sonst von der Befruchtung ausgeht. Diese Anregung kann aber durch Steigerung der Temperatur des umgebenden Wassers innerhalb bestimmter Grenzen geschaffen werden und die Zahl der sich apogamisch weiter entwickelnden Eier erhöhen.

Ich war bemüht, in die Bilder, die ich von den apogamen Keimanlagen der Marsilia Drummondii entwarf, die Scheidewände nach Möglichkeit richtig einzutragen, ohne im übrigen dem Studium der Aufeinanderfolge der Teilungsschritte diejenige Zeit zu widmen, die zu ihrer Sicherstellung notwendig gewesen wäre. Das lag außerhalb meiner Aufgabe. Für unsere Zwecke dürfte es genügen, daß ich die Übereinstimmung der Entwicklung apogamer Marsiliakeime mit der für geschlechtlich erzeugte bekannten, feststellte. Durch die erste Scheidewand, die, wie seit H. Leitgeb[1]) bekannt ist, die Archegonachse stets in sich aufnimmt, um sie aber drehbar ist, wird das Marsilia-Ei in zwei Hälften zerlegt. Der Einfluß der Schwerkraft bedingt es, daß die Hälfte des Eies, aus der der Stamm hervorgehen soll, immer nach oben, jene, die Fuß und Wurzel bilden wird, nach unten gekehrt ist. Der ersten Teilung des Eies folgt eine zweite, die es in Quadranten, und eine dritte, die es in Oktanten zerlegt. In jenem Quadrant, dessen eine Hälfte die erste

---

1) Zur Embryologie der Farne. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1878, Bd. LXXVIII, Sonderabzug, pag. 5 und Studien über Entwicklung der Farne. Daselbst 1879, Bd. LXXX, Sonderabzug, pag. 21.

Wurzel zu bilden hat, ist die Oktantenwand einseitig stark verschoben. Nun teilen sich die Oktanten durch gebogene Wände, die annähernd rechtwinklig die Quadranten- und Oktantenwände treffen. Die Übereinstimmung mit den geschilderten Vorgängen, wie sie der Verlauf eines befruchteten Marsilia-Eies darbietet, ergibt sich, wie mir scheint, schon hinlänglich aus dem Vergleich der hier beigefügten apogamen Figuren (Fig. 26, 27 Tafel IV, Fig. 36 Tafel V).

Von Interesse ist es, an den jungen apogamen Keimanlagen das Fortbestehen der Kanalzellen feststellen zu können. Diese bleiben oft fast unversehrt bis über das Oktantenstadium der Keime hinaus erhalten und schneiden aus der Keimanlage den entsprechenden Raum aus (besonders Fig. 36 Tafel V). Die Teilungswände des Keimes fügen sich in dieses Verhältnis und setzen an die Kanalzellen an. Daß hier wirklich apogamische Entwicklung stattfand, wird solchermaßen weiter dem Beobachter anschaulich vorgeführt.

Vornehmlich bei den Makrosporen unserer Marsilia Drummondii, die bei höherer Temperatur ihre Keimung vollzogen, doch auch in einzelnen Fällen bei solchen die nur Zimmerwärme genossen hatten, stellte sich ein abnormer Entwicklungsgang ein, der auch zur Keimbildung führen konnte. Er beruhte auf einer Wucherung der basalen Prothalliumzellen. Die sonst einschichtig bleibende aus diesen Zellen bestehende Scheibe führt dann Teilungen aus, durch welche sie mehrschichtig wird und die Gestalt eines Kegels annimmt, der die darüber befindliche Zentralzelle des Archegoniums an ihrer Entwicklung hindert (Fig. 23, 24 Tafel IV). Schießlich stirbt diese Zentralzelle ab, und es ereilt weiter meist dasselbe Schicksal auch einzelne oder alle Zellen des Archegoniumhalses.

Oder die abnorme Entwicklung setzt noch in anderer Weise ein. Sie ergreift nämlich die Zentralzelle des Archegoniums bevor diese die Kanalzelle erzeugt und veranlaßt sie zu Teilungen, die jetzt schon den Weg zur Keimbildung einschlagen. Die zunächst deutlich abweichende Anordnung der Zellen in solchen Keimanlagen, wird auf späteren Entwicklungszuständen weniger auffällig durch Einschaltung entsprechend orientierter Scheidewände. Das Aussehen der Anlage nähert sich allmählich der aus Eiern erzeugten. Doch sitzt sie auch weiter flach der Basalscheibe auf, ist mit ihr verbunden und verrät dadurch ihren eigenartigen Ursprung. Zunächst hat man sogar den Eindruck als wäre auch sie aus den Basalzellen hervorgegangen. Doch letztere zeigen durch ihre übereinstimmende Höhe und Abgrenzung an, daß sie an dem Vorgange unbeteiligt waren.

Ihrem Wesen nach stimmt die ganze Prothalliumentwicklung und Keimbildung, wie sie uns bei der apogamen Marsilia Drummondii entgegentrat, mit den Erscheinungen überein, die wir vor kurzem bei apogamen Eualchimillen kennen gelernt hatten. Wir stellten fest, daß bei Anlage der Makrospore, d. h. des Embryosacks dieser Alchimillen, die Reduktionsteilung ausgeschaltet wird, der Embryosack einen doppelchromosomigen Kern erhält, der dieselben Chromosomen führt, wie die diploide Generation, die ihn erzeugte, und der regelrecht ein doppelchromosomiges apogames Ei bildet[1]. Ein entsprechendes Verhalten hatten H. O. Juel[2] für Antenneria alpina und J. B. Overton[3] in bestimmten Fällen für Thalictrum purpurascens nachgewiesen, H. O. Juel[4] auch für das apogame Taraxacum ermittelt. Es mochte nun auffällig erscheinen, daß bei solchen apogamen Phanerogamen die dem Prothallium der Pteridophyten entsprechende haploide Generation durch die Doppelzahl der Chromosomen in ihren Entwicklungsvorgängen nicht gestört werde und in gewohnter Weise bis zur Bildung des Eiapparates und der Gegenfüßlerinnen fortschreite. Ich glaubte das dem Einfluß des Ortes zuschreiben zu müssen, in welchem die Erscheinungen sich abspielen[5]; doch der Fall von Marsilia Drummondii lehrt, daß augenscheinlich die Sache anders liegt und daß das zweimalige Vorhandensein eines jeden Chromosoms, den Kern nicht an der Auslösung der spezifischen Merkmale der haploiden Generation hindert. Anders in der diploiden Generation, wo das doppelte Vorhandensein der Chromosomen, zum mindesten für Pflanzen, so weit als die Erfahrungen reichen, Bedingung der Entwicklungsmöglichkeit ist. Da die halbe Chromosomenzahl, wie sie jede Geschlechtszelle führt, die Gesamtheit der Speziesmerkmale umfaßt[6], so handelt es sich in der auf die Doppelzahl eingerichteten Generation gleichsam nur um eine Verstärkung der Wirkung. Wäre diese nicht notwendig, so ließen sich kaum alle die apogamen Einrichtungen begreifen, die dahin gehen, der diploiden Generation der Pflanzen bei Ausschaltung der Befruchtung die Doppelzahl der Chromosomen zu beschaffen.

---

[1] Die Apogamie der Eualchimillen, l. c. pag. 108 ff.

[2] Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kungl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 1900, Bd. XXXIII, No. 5, pag. 20.

[3] Über Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. 1904, pag. 274.

[4] Zunächst 1904 in einer vorläufigen Mitteilung und neuerdings ausführlich in: Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichorien. Kungl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 1905, Bd. XXXIX, No. 4.

[5] l. c. pag. 112.

[6] Vergl. Th. Boveri, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904, pag. 15 ff. und E. Strasburger, Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, pag. 49, 60.

Ich gab zu Beginn dieses Aufsatzes schon an, daß auch die Makrosporen der Sporokarpien, die ich unter der Bezeichnung Marsilia Drummondii von R. v. Wettstein aus Wien, und, als von Ferdinand v. Müller gesammelt, aus Kew erhielt, sich als apogam erwiesen. Das Studium der Prothallium- und Keimbildung an diesen Makrosporen, das erst nach Abschluß der am Goebelschen Material ausgeführten Beobachtungen erfolgte, lieferte keine neuen Tatsachen und bedarf hier daher nicht der Erörterung. Bemerkt sei nur, daß auch an diesen Makrosporen, die tatsächlich mit den Goebelschen übereinstimmten, die Archegonien geschlossen blieben und ihre Kanalzellen nicht entleerten. Wo ein Keim aus dem apogamen Ei sich entwickelt hatte, konnten neben ihm die desorganisierten Kanalzellen stets nachgewiesen werden und erleichterten infolge ihrer stärkeren Lichtbrechung und Farbenspeicherung das Auffinden der Stelle im Prothallium an der sich der Archegoniumhals befand. Die Kernspindeln im Keim und im Prothallium führten dieselbe Zahl von Chromosomen, die sich auf 32 abzählen, beziehungsweise abschätzen, ließ.

Die Sporokarpien von Marsilia vestita, die W. R. Shaw[1]) 1898 im hiesigen Institut untersuchte, hatten keimfähige Mikrosporen, die ergiebig Spermatozoiden produzierten, enthalten. In den Sporokarpien von Marsilia vestita, die ich von Douglas H. Campbell, so auch in denen, die ich aus dem Berliner Herbar erhielt, fand ich ebenfalls keimfähige Mikrosporen vor und die Makrosporen auf Befruchtung eingerichtet. Dasselbe Verhalten hatten die Sporokarpien von Marsilia vestita gezeigt, die Douglas H. Campbell[2]) 1892 in Kalifornien studierte, und jene, die mir A. A. Lawson aus Kalifornien mitbrachte. Auch die von W. R. Shaw stammenden Sporokarpien von Marsilia vestita, mit denen Alexander Nathansohn vornehmlich seine Versuche angestellt hat, bildeten keimfähige Mikrosporen, wie aus einigen dahin lautenden Angaben seines Aufsatzes hervorgeht.

In meinem gesamten Material von Marsilia vestita waren die aus den Makrosporen erzeugten Prothallien haploid und ihre Eier dem-

---

1) Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. 1898, pag. 177.

2) On the Prothallium and Embryo of Marsilia vestita. Proceedings of the California Acad. of Sciences 1892, pag. 184.

entsprechend auf Befruchtung eingerichtet. Ich verweise auf die Bilder der Kernspindeln aus keimenden Makrosporen, die ich in den Fig. 43, 44, 45, 46 Tafel V abgebildet habe. Besonders belehrend ist die Kernspindel Fig. 43, die den oberen Teil der Innenzelle der Prothalliumanlage einnahm und der Bildung der flachen Deckzelle der Halsinitiale des Archegonium dienen sollte. Wie die erste Kernspindel des sich vorwölbenden Innenraums der Spore, zeichnen sich auch die Kernspindeln in der Prothalliumanlage, welche die Kerne für die Hüllzellen, die Halsinitiale und die Kanalzellen liefern, durch bedeutende Größe aus. Die 16 Chromosomen der Spindel sind dann unter Umständen stark distanziert, so wie es unsere Fig. 44 zeigt. Im rechts gelegenen äußeren Teile der dargestellten Spindel waren einige durchlaufende Fasern zu sehen, die keine Chromosomen führten.

Sowohl die Sporokarpien von Marsilia vestita, die mir Douglas H. Campbell gesandt hatte, als auch jene, die ich aus dem Berliner Herbar erhielt, stammten aus dem Jahre 1892. Ein Teil der Früchte hatte seine Keimfähigkeit bereits eingebüßt, ein anderer keimte nur noch unvollkommen, ein anderer endlich nach Wunsch. Das frische Lawsonsche Material entsprach allen Anforderungen.

Höhere Temperaturen nach der Nathansohnschen Vorschrift förderten mehrfach die Keimung und steigerten die Zahl der erhaltenen Keime. Dabei zeigte sich dann, daß diese Keime, trotzdem sie schlechterdings alle nur aus befruchteten Eiern hervorgegangen waren, nicht immer die gleiche Orientierung zur Achse der Makrosporen zeigten. Das Keimblatt konnte annähernd quer oder schräg zu dieser Achse gestellt sein, sie auch in fast gerader Richtung fortsetzen. Auch regten höhere Temperaturen das Prothallium öfters zum Wuchern an, so daß auch Prothallien, die einen durch Befruchtung erzeugten Keim einschlossen, Bilder zu bieten vermochten. ähnlich der Skizze, die A. Nathansohn für einen „parthenogenetisch gebildeten Embryo“ von Marsilia vestita veröffentlicht hat[1]).

Hierauf wurden aus verschiedenen Sporokarpien entnommene Makrosporen, von den Mikrosporen getrennt, in Kultur genommen. Jeder Versuch umfaßte 100—150 Makrosporen. So wie A. Nathansohn es empfiehlt, setzten wir diese Makrosporen erst 24 Stunden lang einer Temperatur von etwa 35° C aus und hielten sie dann weiter bei 27° C. — Aus so isolierten Makrosporen ging eine geringe Zahl von Keimen hervor, in einem Verhältnis, das von Versuch zu Versuch schwankte, sich

---

1) l. c. pag. 103.

im übrigen innerhalb der auch von A. Nathansohn angegebenen Werte hielt.

Abgesehen von der weit geringeren Zahl der Keime, ließen sich Unterschiede für die Zeit des Auftretens dieser Keime, ihre Ausbildung und die Entwicklung des Prothalliums gegen die bei höheren Temperaturen, in Gegenwart von Mikrosporen vorgenommenen Kulturen, nicht sicherstellen.

Ich zweifelte zunächst nicht daran, daß diese Keime ohne Befruchtung erzeugt worden seien und erwog die verschiedenen Möglichkeiten ihres Ursprungs. Daß echte Parthenogenesis hier im Spiele sei, mußte auf Grund der bei den apogamen Marsilien gesammelten Erfahrungen von vornherein als sehr unwahrscheinlich gelten. Ebenso begegnete auch die Annahme einer apogamen Entwicklung aus einzelnen Prothallienzellen denselben Schwierigkeiten, da wir doch diese Zellen haploid befunden hatten. Da warf sich denn die Frage auf, ob nicht das Prothallium hier die Fähigkeit zu vegetativen Kernverschmelzungen besitze, ähnlich jenen, die in gewissen apogamen Farnen sich vollziehen. Es ließ sich ein ähnliches Verhältnis von Marsilia vestita zu den anderen apogamen Marsilien denken, wie von Nephrodium pseudo-mas var. polydactyla zu Nephrodium pseudo-mas var. cristata apospora. Während das letzte Nephrodium die Reduktionsteilung ausschaltet und diploide Prothallien erzeugt, bildet das erstere[1]), nach erfolgter Reduktionsteilung, haploide Prothallien, und hilft sich an letzteren dadurch, daß es Kerne benachbarter Prothallienzellen zur Verschmelzung bringt. Aus den mit diploiden Kernen so versehenen Zellen und Zellgruppen, die fortgesetzt entstehen, gehen dann die Adventivkeime hervor, zum Teil deren einzelne Glieder an zunächst getrennten Stellen. So wie das Bedürfnis der Ergänzung der Chromosomenzahl dort solche Vorgänge auslöst, könnte es sie auch in den Prothallien von Marsilia vestita veranlassen.

Nach all diesen Erwägungen war ich überrascht, daß mediane Längsschnitte durch isoliert erzogene Makrosporen von Marsilia vestita, wenn mit Keimanlagen versehen (Fig. 55, Tafel VI), durchaus die nämlichen Bilder mir zeigten, wie andere Makrosporen derselben Pflanze nach erfolgter Befruchtung. Der Keim war ebenso differenziert, ebenso durch eine Schicht abgeflachter, stark gedehnter Basalzellen von der Sporenhöhlung getrennt, letztere auch ebenso blasenförmig gegen den Keim vorgewölbt. Augenscheinlich führte ein solcher Keim seine Ent-

---

1) Vergl. Aufsatz von J. B. Farmer, J. E. S. Moore und Miss L. Digby, Proceed. of the Royal Soc. 1903, Vol. LXXI, pag. 453.

stehung auf das Ei zurück. Kernteilungsfiguren lehrten, daß der Keim, wie zu verlangen, diploid war. Die Erwägung, ob nicht etwa ein benachbarter Kern hier in das Ei eingewandert sei oder die Teilungsprodukte des Eikerns sich zu einem diploiden Kern vereinigt hätten, wurde alsbald überflüssig, da es sich zeigte, daß der Keim tatsächlich einem Befruchtungsvorgang seine Entstehung verdankte.

So oft ich auch an den in scheinbar überaus sorgfältiger Weise isolierten Makrosporen meiner Marsilia vestita einen Keim im Prothallium sah, konnte ich sowohl feststellen, daß der Archegoniumhals nicht geschlossen geblieben war, als auch in der Nähe des gebräunten Archegoniumhalses und in ihm selbst Spermatozoidenkörper auffinden.

Es stellte sich nunmehr heraus, daß eine so vollständige Lostrennung der Mikrosporen von den Makrosporen, wie sie notwendig wäre, damit auch nicht eine einzige von ihnen unbemerkt an einer Makrospore haften bleibe, keine durchaus so einfache Aufgabe ist. Eine jede Mikrospore produziert aber 36 Spermatozoiden, und kann somit das Ergebnis des Versuches schon stark beeinflussen.

Nunmehr erst wurden neue Isolierungen von Makrosporen ausgeführt unter Einhaltung aller nur möglichen Vorsichtsmaßregeln und mit Kontrollierung jeder einzelnen Makrospore und Durchmusterung des gesammten Bodens der Kulturschale bei starker Lupenvergrößerung.

Das Resultat war ein Ausbleiben jeglicher Keimbildung. Eine Anzahl von Prothallien begann zu wuchern, und man hatte auch wohl, bei Betrachtung der ganzen Makrospore unter dem Mikroskop, den Eindruck, als könne das Prothallium eine kugelige Keimanlage bergen. Längsschnitte lehrten dann aber stets, daß dieser dunkler erscheinende scheinbare Einschluß eine Ausstülpung der großen Sporenhöhle sei, die sich ähnlich in das wuchernde Prothallium vorwölbt, wie sie es sonst unter der Keimanlage tut. Im Prothallium selbst ließ sich die abgestorbene, in Desorganisation begriffene Eizelle auffinden.

In meinem Material von Marsilia vestita war somit weder „parthenogenetische“ noch selbst apogame Keimbildung nachweisbar. Was die abweichenden Ergebnisse bei Alexander Nathansohn veranlaßt hat, will ich dahingestellt sein lassen.

Alexander Nathansohn[1]) führt an, daß er zweimal aus wuchernden Prothallien von Marsilia vestita, deren Eizelle abgestorben war, etwa 2--3 Wochen nach der Aussaat „adventive Embryonen“ hervorgehen sah. Da die wuchernden Prothallien zu Marsilia vestita gehören sollten,

---

1) l. c. pag. 101.

und nach dem Ursprung des Materials, das von W. R. Shaw stammte, ist dies anzunehmen, so darf ihnen zunächst nur die haploide Chromosomenzahl zugesprochen werden. Damit wirft sich von neuem die Frage auf ob doch nicht unter Umständen in alternden haploiden Prothallien von Marsilien Verschmelzungen von Kernen benachbarter Zellen, ähnlich wie bei gewissen Farnen, adventive Keimbildung einleiten können. Nach A. Nathansohn[1]) soll auch Sadebeck Adventivkeime bei Pilularia beobachtet haben. Mit beiden Angaben ist zunächst wenig anzufangen, weil sie ohne eingehende Untersuchung des Keimursprungs gemacht sind. Ich habe aus wuchernden haploiden Marsiliaprothallien auch nach langer Kultur in keinem Falle Adventivkeime erhalten. Doch das ist ja zunächst nur ein negativer Erfolg, dem gegenüber positive Behauptungen ein ganz anderes Gewicht behalten. In meinen wuchernden haploiden Prothallien wurde die Zellenzahl und Zellengröße oft nicht unwesentlich vermehrt. Dabei konnte das abgestorbene Ei erhalten bleiben, der Archegonienbauch in die Breite oder Länge gedehnt werden. Oder das abgestorbene Ei schwand mehr oder weniger vollständig aus dem Prothallium und damit auch die Archegonienhöhlung. Die Vorwölbung der Zentralhöhlung der Makrospore in das wuchernde Prothallium konnte in manchen Fällen sehr stark werden. Die diesbezüglichen Kulturen fanden zum Teil in Warmhäusern, zum Teil auf dem Wärmeschrank bei etwas über 30 ° C statt.

Die von F. M. Bailey in Queensland gesammelten Sporokarpien, die, als von Marsilia Drummondii stammend, in Kew aufbewahrt werden, wuchsen, wie ich schon angab, in der Kultur zu Pflanzen aus, die sich als Marsilia elata A. Br. erwiesen. Das Verhalten der Sporen dieser Sporokarpien bei der Keimung stimmte durchaus mit jenem der M. vestita überein. Die Mikrosporen bildeten, soweit sie noch keimfähig waren, Spermatozoiden; die keimfähigen Makrosporen hatten zu gewohnter Zeit ihre Archegonien gereift. Längsschnitte lehrten, daß der Hals solcher Archegonien sich öffnet und die verschleimten Kanalzellen entleert. Die Befruchtung und Keimbildung vollzieht sich wie bei M. vestita. Wirklich isolierte Makrosporen bleiben steril. Dabei erwies sich auch bei den Versuchen mit den Makrosporen dieser Art eine vorgenommene Isolierung gelegentlich als unvollkommen. Einige Prothallien produzierten Keime, von denen es also scheinen könnte, als seien sie „parthenogenetisch“ erzeugt. Durch eingehende Untersuchung der fixierten und mikrotomisierten Objekte konnte die Anwesenheit vereinzelter, den

---

1) l. c. pag. 119.

Schnitten anhaftender Spermatozoiden in allen solchen Fällen sichergestellt werden.

Schließlich führte ich auch mit genau dem nämlichen Ergebnis die Untersuchung mit keimenden Sporokarpien von Marsilia quadrifoliata durch, auf die ich nicht weiter einzugehen brauche.

Durch den Nachweis, daß die sich ohne Befruchtung weiterentwickelnden Eier von Marsilia Drummondii A. Br. diploid seien, war erst der eine Teil meiner Aufgabe gelöst. Nun galt es weiter festzustellen, wie und an welcher Stelle jene Reduktionsteilung ausgeschaltet wird, die für die Herstellung der halben Chromosomenzahl in dem Gametophyl dieser Pflanzen hätte sorgen sollen.

Um der Eigenschaften meines Materials sicher zu sein, mußte ich es aus den apogamen Makrosporen erst erziehen. Es gelang im Laufe eines Jahres solche Pflanzen so weit zu kräftigen, daß sie fruktifizierten.

Um eine sichere Grundlage für die Beurteilung der Entwicklungsvorgänge bei den apogamen Marsilien zu gewinnen, wandte ich aber meine Bemühungen erst den typischen zu.

Dem Entgegenkommen von Charles Joseph Chamberlain hatte ich es zu danken, daß ich auf Sporokarpienanlagen von Marsilia quadrifoliata nicht erst zu warten brauchte. Das von ihm fixierte und eingebettete Material wurde in Schnittserien zerlegt. Weiterhin konnte ich es durch selbsterzogene Früchte ergänzen.

Die ersten eingehenden Studien auf diesem Gebiete verdanken wir Edmund Russow[1]). Er unternahm sie an Pflanzen, die er als Marsilia Drummondii und M. elata bezeichnet. Die letzte diesbezügliche Arbeit rührt von Duncan S. Johnson her[2]). Die Zusammenstellung der Literatur wäre in dem Werke The Structure and Development of Mosses and Ferns von Douglas Haughton Campbell zu vergleichen[3]). Meinem Ziele entsprechend schränkte ich die eigene Untersuchung im wesentlichen auf die Teilungsvorgänge in den Sporenmutterzellen, sowohl Makro- als Mikrosporenmutterzellen, ein. Betreffs der Vorgänge, welche sich auf die Entwicklungsgeschichte der Makro- und Mikrosporangien beziehen, läßt sich auch heute noch auf die zu-

---

1) Vergleichende Untersuchungen . . . der Leitbündelkryptogamen etc. Mémoires de l'Acad. imp. des sciences de St. Petersburg 1872, VII$^{e}$ série, Tome XIX, No. 1, pag. 42.

2) On the Development of the Leaf and Sporocarp in Marsilia quadrifolia. Ann. of Botany 1898, Vol. XII, pag. 119.

3) l. c. II. Aufl., 1905, pag. 434.

treffenden Schilderungen und Abbildungen bei Edmund Russow verweisen[1]. Erinnert sei also vornehmlich nur daran, daß die Anlage zum Makro- wie zum Mikrosporangium zunächst mit einer dreiflächig zugespitzten Scheitelzelle wächst. Die Makrosporangien treten früher auf und zwar in der Mittellinie jedes Sorus. Dann erst folgen an den beiden Seiten, absteigend, die Mikrosporangien. In den Makrosporangien weist die bevorzugte Makrospore eine nicht unbedeutende Größe bereits auf, wenn die Vierteilung der Mikrosporenmutterzellen sich einzustellen beginnt. — In der dreiflächig zugespitzten Scheitelzelle der Sporangienanlage tritt, nachdem sie die endgültige Zahl von Segmenten gebildet hat, eine zu ihrer gewölbten Scheitelfläche parallele Wand auf, durch welche eine obere tafelförmige und eine innere tetraëdrische Zelle entstehen. Durch antikline Teilungen baut sich weiter die einschichtige Sporangiumwand auf. Die tetraëdrische Innenzelle gibt, sich nach Art einer dreiseitigen Scheitelzelle zunächst weiter teilend, noch drei seitliche Segmente und eine obere Zelle ab. Damit ist die Anlage der Zentralzelle und der sie umgebenden Tapete vollzogen. Die Zentralzelle wird durch zwei Teilungsschnitte in vier nebeneinander liegende Zellen zerlegt und diese zerfallen dann in je zwei übereinander liegende Zellen. Die Tapetenzellen führen weiter antikline und perikline Teilungen aus, um sich in eine zwei-, stellenweise dreischichtige Hülle zu verwandeln. Der innere sporogene Zellkomplex, oder Archespor, verdoppelt hierauf seine vier unteren Zellen, für gewöhnlich gleich darauf auch seine vier oberen, so daß er 16zellig wird. Doch ist nicht ausgeschlossen, daß er 12zellig, ja 8zellig bleibt. Das Archespor wird inhaltsreich; seine Zellen wölben sich nach außen vor. Hierauf stellt sich das charakteristische Stadium der Synapsis in seinen Kernen ein. Seine Bedeutung sowie die der anknüpfenden Vorgänge will ich hier nicht erörtern. Alsbald beginnt der ganze Komplex der Tapetenzellen sich von der Sporangienwandung abzutrennen. Dann schwinden die Wände zwischen den Tapetenzellen und ihre Protoplasten verschmelzen miteinander, um die Plasmoidaltapete zu bilden, wie sie Goebel zu nennen vorschlägt[2]. In den das Archespor zusammensetzenden Makrospormutterzellen schreiten die Kerne durch das Knäuelstadium (Fig. 58 Tafel VI), die Diakinese (Fig. 59), die multipolare Spindel (Fig. 60) zur bipolaren Spindelbildung fort. So stellt sich eine schöne heterotypische Reduktionsspindel mit 16 Chromosomenpaaren her, so wie sie durch meine Figuren 61 und 62 Tafel VI in Seiten- und Polansicht vorgeführt wird. Die Polansicht der Kernplatte in Fig. 62 gestattet leicht die Abzählung der Chromosomen. Während der Spindelbildung haben die Makrosporenmutterzellen sich abzurunden begonnen und mehr oder weniger schon voneinander getrennt. Ihre Abrundung und Trennung schreitet dann weiter fort, während das kernhaltige Plasmodium zwischen sie einwandert. Die für die Tochterkerne bestimmten und den Spindelpolen sich nähernden Chromosomen zeigt unsere Fig. 63 in Polansicht. Eine Scheidewand wird nach der ersten Kernteilung nicht gebildet, und die beiden Tochterkerne, die sich zur weiteren Teilung anschicken, erscheinen nur durch eine körnchenreichere Plasmazone voneinander geschieden. Die homöotypischen Kernspindeln, die nun auftreten, sind schlank und die paarebildenden Längshälften der Chromosomen in ihrer Äquatorialebene so orientiert, wie man es häufig bei diesem Teilungsschritt zu sehen pflegt. Unsere Fig. 64 führt nur eine der beiden Kernspindeln vor; die zweite lag tiefer, mit ersterer gekreuzt. In unserer Fig. 65 Tafel VI sind die Tochterchromosomen im Auseinanderweichen begriffen; ihre Zahl ist selbstverständlich 16 geblieben, und zeigt die links gelegene Tochterzelle sie deshalb nur in geringerer Menge, weil sie sich nicht sämtlich in dem gezeichneten Schnitt befanden.

---

[1] l. c. pag. 45 ff. und Tafel VI.

[2] Organographie 1901, pag. 769.

Hinzugefügt seien hier zum Vergleich die Polansichten von Kernplatten in Fig. 67 und 68 Tafel VI, von denen die erstere der Tapete eines jungen Makrosporangiums, die letztere der Epidermis der ersten Blattanlage am Keime derselben Marsiliaart entnommen sind. Die diploide Chromosomenzahl läßt sich in beiden Figuren leicht abzählen.

Die sämtlichen Makrosporenmutterzellen führen die tetraëdrische Vierteilung aus durch simultane Ausbildung von sechs kreisquadrantischen Scheidewänden in den zwischen alle Kerne eingeschalteten Verbindungsfäden[1]. Diese Scheidewände werden hierauf verdickt, so daß der pyramidale Scheitel jeder der vier Sporen von einer gleichmäßigen primären Verdickungsmasse erfüllt wird. Dadurch erscheinen die Protoplasten von der gemeinsamen Mitte entsprechend zurückgedrängt[2]. Der Kern jeder Spore lag zunächst ihrer Außenseite genähert[3]. Er wanderte aber nach ihrem Scheitel, als deren Verdickung vollzogen werden sollte. Nur schmale Streifen der Wände, die den Kanten des pyramidalen Scheitels jeder Spore entsprechen, blieben von dieser Verdickung ausgeschlossen. Sie stellen Spalten in der primären Verdickungsmasse dar, innerhalb der die drei Membranleisten angelegt werden, welche jede Spore sofort aufgesetzt erhält. Diese Leisten fallen infolge ihrer dunkleren Färbung als solche gleich auf. Sie speichern auch Farbstoffe auf und erscheinen in den Hämatoxylinpräparaten schwarz[1]). Die Höhe der Leisten nimmt gegen den gemeinsamen Mittelpunkt plötzlich zu. Sie sind es, die im optischen Durchschnitt das darstellen, was seinerzeit E. Russow[2]) als Stachelspitzchen bezeichnet hat. Sie gehören dem Exinium an, dessen Bildung durch sie eingeleitet wird.

---

[1] Zu vergleichen die entsprechenden Bilder zu Marsilia elata A. Br. Fig. 75—79 Tafel IV.

[2] Fig. 77 Tafel VI.

[3] Fig. 76 Tafel VI.

Bekanntlich trennen sich die aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Makrosporen nicht voneinander. Diese Verbindung beruht aber nicht, wie angegeben wird, auf einem Zusammenhang der „Stachelspitzchen“, vielmehr der in den Scheiteln der vier Sporen erzeugten Verdickungsmassen, welche samt den sie durchsetzenden primären Scheidewänden der Auflösung widerstehen, während die gemeinsame äußere Mutterzellenwand schwindet. Um die eine der vier Sporen beginnt nunmehr die Bildung einer hyalinen Blase. Es handelt sich um die Ausscheidung einer flüssigen Substanz aus dem umgebenden Tapetenplasma[3]). Die Blase nimmt rasch an Größe zu, während der inhaltsarme Protoplast der Spore in seinem Wachstum hinter ihr zurückbleibt[4]). Er behält auch eine exzentrische Lage in der Blase, weil er dort mit den drei absterbenden und schrumpfenden Schwesterzellen zusammenhängt. Schließlich gelangt, wie bekannt, in jedem Makrosporangium nur eine einzige Spore zur Herrschaft. Ausnahmen mit mehr als einer Spore sind selten.

Auf einige noch nicht berührte Erscheinungen, die sich bei der Teilung der Makrosporenmutterzellen darbieten, sowie auf das weitere Wachstum der bevorzugten Makrospore und die Membranbildung, die sich an ihr vollzieht, will ich später eingehen.

Erst in solchen Sporokarpien, welche Makrosporen von ansehnlicher Größe schon enthalten, findet man in den Mikrosporangien die Mutterzellen in Teilung. Diese vollzieht sich im wesentlichen so wie in den Makrosporenmutterzellen, nur erscheinen die Kerne etwas weniger inhaltsreich. Die Zahl 16 ist für die Chromosomen unschwer nachzuweisen. Die Spindeln des zweiten Teilungsschrittes pflegen noch etwas schlanker als in den Makrosporenmutterzellen zu sein (Fig. 66 Tafel VI).

---

1) Fig. 78, 79 Tafel VI, Fig. 80 Tafel VII.

2) l. c. pag. 52.

3) Vergl. das II. Heft meiner Histologischen Beiträge: Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute, 1889, pag. 10, 34.

4) Fig. 79 Tafel VI, Fig. 80 Tafel VII.

Im Gegensatz zu den in einer Makrosporenmutterzelle erzeugten Enkelzellen, trennen sich, was ja auch hinlänglich bekannt, die vier Mikrosporen voneinander und die Produkte sämtlicher Mikrosporenmutterzellen kommen als Mikrosporen zur Ausbildung. Es können ihrer 16×4, also 64 in einem Mikrosporangium vertreten sein, doch vielfach auch weniger, wenn nämlich nicht 16, sondern nur 12, oder gar nur 8 Mutterzellen angelegt worden waren.

Was mir die in ihrer Bildung begriffenen Sporokarpien der Marsilia elata A. Br. darboten, welche ich aus dem in Kew befindlichen, 1892 von F. M. Bailey in Queensland gesammelten Material erzogen hatte, stimmte im wesentlichen mit Marsilia quadrifoliata überein. Das Synapsisstadium, das ich für die Makrosporenmutterzelle von M. quadrifoliata in meine Figuren nicht aufnahm, findet sich für die jetzt behandelte Spezies bei schwächerer Vergrößerung in Fig. 70a Tafel VI vorgeführt. Hierbei sei auf eine Erscheinung aufmerksam gemacht, die auch bei der anderen Spezies auffällt, daß nämlich der synaptisch zusammengezogene Kerninhalt, fast stets nach der Tapetenseite gekehrt ist. Die Anlage der Faserspindel wird in den Sporenmutterzellen dieser Spezies extranuklear und zwar in besonders instruktiver Weise vollzogen. Zu der Zeit, da der Mutterzellkern in das Knäuelstadium eintritt, werden nämlich, mehr oder weniger weit voneinander entfernt, zwei zarte Faserbüschel im Cytoplasma sichtbar (Fig. 71 und 72 Tafel VI). Der Kern ist im allgemeinen der einen Seite der Zelle genähert, während an der entgegengesetzten die Fasergarben von der Hautschicht ausgehen. An dem fixierten Material springen die Einfügungsstellen der Fasern oft nach außen vor, augenscheinlich deshalb nur, weil sie der übrigens nur schwachen Kontraktion des Zelleibes bei der Fixierung entgegenwirkten. Das ist an den beiden Figuren 71 und 72 auch zu sehen. Die Strahlen der beiden Büschel sind gegeneinander gerichtet, zeigen aber eine mehr oder weniger starke Ablenkung nach der Kernoberfläche. Paul Denke[1]) stellte im Bonner botanischen Institut bereits eine nicht unähnliche extranukleare Anlage der Kernspindeln für die Sporenmutterzellen von Selaginellen fest, wobei ihm die nicht geringe Übereinstimmung der Vorgänge mit den von F. Hermann[2]) für die Spermatozyten von Salamandra geschilderten auffiel. Nur die bei Salamandra vorhandenen individualisierten Centrosomen sind bei Selaginellen nicht nachzuweisen, ebenso wie sie auch bei Marsilien fehlen.

---

[1]) Sporenentwicklung bei Selaginella. Beihefte z. bot. Zentralbl. 1902, Bd. XII, pag. 187.

[2]) Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikrosk. Anat. 1891, Bd. XXXVII, pag. 569.

Im Gegensatz zu Marsilia quadrifoliata bleibt bei dieser Spezies die äußere Tapetenschicht oft längere Zeit erhalten und an der Sporangiumwand haften (Fig. 70a, 75, 76 Tafel VI), an der sie erst weiterhin zusammenschrumpft (Fig. 80 Tafel VII).

In unserer Fig. 70 Tafel VI ist in einer Tapetenzelle eine Kernspindel zu sehen. Diese Kernspindel sowohl, wie die in Fig. 69 Tafel VI dargestellte stärker vergrößerte, welche ich einer zur erster Teilung sich anschickenden makrosporangialen Zentralzelle entnommen habe, wiesen die diploide Chromosomenzahl auf. Ich zählte in Polansichten auch bei dieser Species 32 Chromosomen ab. Dagegen ist in den Kernspindeln der Makrosporenmutterzelle, sowohl beim ersten wie beim zweiten Teilungsschritt, wieder die Zahl 16 sicherzustellen (Fig. 73, 74a und 74b Tafel VI). Die Reduktionsspindel der Makrosporenmutterzelle (Fig. 73 unten) zeigte sich typisch ausgestaltet; die Spindeln des zweiten Teilungsschrittes (Fig. 74a) waren fast ebenso schlank wie jene von Marsilia quadrifoliata, doch ließen sie sich an ihren Enden weniger weit verfolgen.

In den Mikrosporangien der Marsilia elata wiederholen sich die für ihre Makrosporangien geschilderten Entwicklungsvorgänge, wobei die besonders schlanke Gestalt der Kernspindeln wieder auffällt. So bei der Reduktionsspindel, die ich in Fig. 84 Tafel VII dargestellt habe. Auf die erste Kernteilung folgt die zweite, worauf die tetraëdrische Anlage der Mikrosporen und ihre weitere Ausgestaltung ganz so wie bei Marsilia quadrifoliata sich vollzieht. Dann schließt die reife Frucht eben so gut entwickelte Mikrosporen ein, wie das Sporokarpienmaterial, welches ich aus Kew erhielt. Allein die von den klimatischen Verhältnissen Australiens stark abweichenden Bedingungen, unter welchen die Pflanze bei der Topfkultur in unseren Breiten zu wachsen hat, üben augenscheinlich besonders leicht einen störenden Einfluß auf die Mikrosporenentwicklung aus. Denn zahlreiche Mikrosporen schlagen fehl, ohne ihre Reife zu erlangen. Sie umgeben sich mit der Spezialmembran, diese verdickt sich auch, doch zugleich beginnt der Protoplast zu schrumpfen. So liegen denn zusammengesunkene Mikrosporen innerhalb größerer, von der Plasmodialtapete umhüllter Höhlungen. Unter Umständen bildet die Plasmodialtapete noch mehr oder weniger vollkommene Perinien um die Höhlungen aus.

Eine Pflanze, die ich als Marsilia Drummondii aus dem botanischen Garten zu Kew erhielt, bildete ebenso auffällig langgestielte Früchte aus, wie unsere aus den F. M. Baileyschen Sporokarpien erzogenen

Individuen. Auch im ganzen Habitus ähnelten diese Pflanzen einander sehr. Da sich die Entwicklungsvorgänge innerhalb der Früchte ebenfalls deckten, so stehe ich nicht an, die mir aus Kew gesandte Pflanze für Marsilia elata A. Br. zu halten. Diese Pflanze dürfte vielleicht in Kew aus denselben Sporokarpien erzogen worden sein, die ich der dortigen Sammlung verdanke. Die Kernspindeln erwiesen sich in den Mutterzellen ihrer Sporen als haploid, sie stimmten mit den Kernspindeln unserer aus den Baileyschen Sporokarpien erzogenen Pflanzen gleichzeitig darin überein, daß sie weniger schlank als die Kernspindeln von M. quadrifoliata waren und an den Enden früher als jene aufhörten. Das betreffende Exemplar bildete verhältnismäßig viel gute Mikrosporen in seinen Früchten aus.

Da eine Marsilia hirsuta R. Brown in unserem Garten zu fruchten begann, zog ich sie auch in den Kreis meiner Untersuchungen. Diese Spezies wird in einer Mehrzahl von Exemplaren seit langer Zeit schon in unserem botanischen Garten gezogen. Ihren Ursprung kenne ich nicht, doch ist es wahrscheinlich, daß sie mein Vorgänger J. v. Hanstein, den die Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsila[1]) seinerzeit beschäftigt hatten, und der diesen Pflanzen daher ein besonderes Interesse entgegenbrachte, mit anderen Marsilien aus dem Berliner botanischen Garten bezog. Die genannte von Robert Brown zuerst beschriebene Spezies ist über einen großen Teil von Neuholland verbreitet. Die Sporenentwickluug vollzieht sich bei ihr so wie bei M. quadrifoliata, in haploider Weise. Die Kernspindeln in den Sporenmutterzellen sind schlank, und die Chromosomen an ihnen, zu mindestens in den von mir untersuchten Fällen, verhältnismäßig dünn. Die Kernplatten erscheinen daher weniger angefüllt. Das erweckte in mir bei Seitenansicht der Kernspindeln zunächst die Vorstellung, es könnte eine Art mit weniger Chromosomen, als ich bisher gefunden hatte, vorliegen. Das ist aber nicht der Fall. Polansichten der Kernplatten lehrten, daß auch diese Art an der haploiden Zahl von 16 Chromosomen festhält, einer Zahl, die mir im Resultat bei allen untersuchten Marsiliaarten entgegentrat.

Anders nun waren die Entwicklungsvorgänge in den Sporokarpien, welche die Marsilia Drummondii A. Br. bildete, die ich aus den Goebelschen Früchten erzogen hatte. Abweichungen vom typischen Verhalten zur Ermöglichung von Apogamie hatte ich hier zu gewärtigen, doch die Art und Weise, wie sie sich äußern würden, konnte ich schwerlich voraus-

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1865, Bd. IV, pag. 197.

sehen. Die Anlage der Makrosporangien folgte zunächst der gewohnten Bahn. Das hielt so bis zur Anlage der Sporenmutterzellen an. Hier fiel mir auf, daß kleinere Zahlen als 16 häufiger vorkommen, gelegentlich es sogar bei einer Vierzahl der Mutterzellen bleiben kann (Fig. 85 Tafel VII). Die Kerne der Sporenmutterzellen beginnen alsdann die üblichen Vorbereitungen zur heterotypischen Teilung zu treffen. Es stellt sich Synapsis ein, meist auch mit Bevorzugung der nach außen gekehrten Kernseite für die Ansammlung. Weiter folgen die Knäuelstadien, denen unterscheidende Merkmale sich noch nicht abgewinnen lassen, es sei denn, daß manche Kerne inhaltsreicher als andere erscheinen. Erst in der Diakinese fällt es auf, daß ein Teil der Kerne eine größere Zahl gesonderter Elemente an seiner Wandung aufweist als ein anderer, und daß diese Elemente zugleich kürzer und dicker sind. Einen Kern mit so vermehrter Zahl der Elemente führt unsere Fig. 86 Tafel VII vor. Diese Erscheinung wird dadurch verursacht, daß die homologen Chromosomen nicht paarweise verbunden bleiben. Sie hören augenscheinlich auf sich gegenseitig stärker anzuziehen, rücken auseinander, wobei sie die erwähnte Gestaltsänderung erfahren. Aus der Zählung der gesonderten Chromosomen ergibt sich die diploide Zahl. Richtet man sein Augenmerk nunmehr auf die fertigen Kernspindeln, so fällt sofort auf, daß sie untereinander nicht übereinstimmen. Ein Teil von ihnen ist schlank und weist eine geringere Zahl von Elementen in der Kernplatte auf (Fig. 87 Tafel VII), ein anderer Teil ist dicker und mit einer deutlich größeren Zahl von Kernplattenelementen ausgestattet (Fig. 93, 94 Tafel VII). Den Figuren der ersteren Kategorie kommt entweder der typische Bau von Reduktionsspindeln zu (Fig. 87, 88), oder ihr normales Aussehen wird durch eine frühzeitige Trennung der Chromosomen mehr oder weniger zahlreicher Paare in Richtung der Pole gestört (Fig. 90 Tafel VII). So gibt sich hier, wenn auch etwas später, die geschwächte Anziehung unter den homologen Chromosomen zu erkennen. Daß die Zahl der Paare an diesen Reduktionsspindeln 16 beträgt, läßt sich bei alledem nachweisen und in typischen Fällen (Fig. 89 u. 91 Tafel VII) sicherstellen. In den dickeren Spindeln fällt die bedeutendere Breite der Kernplatte und die größere Zahl der sie aufbauenden Elemente, ohne weiteres in die Augen. Bekommt man solche Kernplatten vom Pol aus zu sehen (Fig. 95, 96 Tafel VII), so kann man an der diploiden Zahl der Chromosomen in ihnen nicht mehr zweifeln, wenn auch sichere Abzählungen oft Schwierigkeiten bereiten. Es handelt sich in den betreffenden Fällen somit um Kernspindeln, die dem Typus der typischen Kernteilung angehören, wenn auch dieser Typus in ihnen nicht immer zu ganz reinem Ausdruck gelangt. Tatsächlich waren ja diese Kerne zunächst in heterotypische Prophasen eingetreten und mußten sie überwinden, um in die typische Bahn einzulenken. Die Seitenansicht dieser nach typischer Art ausgebildeten Kernspindeln weist im übrigen einige Verschiedenheiten auf. Sie können so spitz endigen wie in Fig. 92 Tafel VII, oder kegelförmig an den Polen abgerundet sein, entsprechend der Fig. 93, oder wie in Fig. 94 tonnenförmige Gestalt besitzen und ganz stumpf abschließen. Die Gestalt der Kernplatte ist auch nicht übereinstimmend. Öfters sind die Chromosomen kurz, dick und so zusammengedrängt, daß man sie in der Seitenansicht der Kernspindel kaum auseinander halten kann (Fig. 93), oder sie haben die Gestalt längerer, gekrümmter Stäbchen, die sich leichter einzeln verfolgen lassen (Fig. 92). Unter Umständen sind die beiden Längshälften eines Chromosoms so aneinander gefügt, wie sonst die ganzen Chromosomen in den Paaren, was der Kernplatte ein ähnliches Aussehen wie in Reduktionsspindeln verleiht (Fig. 97 Tafel VIII). In manchen Fällen wirft sich die Frage auf, ob eine Kernplatte nicht auch gemischten Bau haben könne und ob nicht einzelne ihrer Elemente Chromosomenpaare, andere zu Paaren vereinigte Längshälften von Chromosomen darstellen. Die gleichmäßige Verteilung der Spaltungsprodukte auf die Tochterkerne könnte dann eventuell Aufgabe der beginnenden Anaphase sein. Die Chromosomen aller diploiden Kernplatten müssen in letzter Instanz ihre Längsspaltung so durchgeführt haben, wie es für die typische Kernteilung sich gehört. Eine mehr oder weniger weitgehende Trennung der Längshälften, verbunden mit ihrer verschiedenen Ausgestaltung, veranlaßt die Mannigfaltigkeit der Bilder. Der Vergleich mit einer typischen Kernspindel (Fig. 98 Tafel VIII) die einem zweizelligen Archespor des Makrosporangiums derselben Pflanze entnommen wurde, zeigt die vorhandenen Abweichungen. Dabei sei von der Besonderheit der Faserspindel abgesehen, die in diesem zum Vergleich herangezogenen Falle fast kugelige Gestalt besaß und auffallend klein erschien, im Verhältnis zu der Größe der Zelle der sie angehörte. In gewohntem Aussehen treten uns in Fig. 99 Tafel VIII die beiden typisch sich teilenden Kerne von zwei Tapetenzellen eines Makrosporangiums entgegen.

Sind die beiden Tochterkerne in der Makrosporenmutterzelle angelegt, so läßt sich dieser nicht ansehen, ob sie auf heterotypischem oder typischem Wege ihren Teilungsschritt vollzog. Die Tochterkernspindeln weisen dann aber bald wieder deutlich die haploide oder die diploide Chromosomenzahl auf. Die haploiden Kernspindeln gleichen den von Marsilia quadrifoliata und M. elata uns schon bekannten, die diploiden sind von zitronenförmiger Gestalt (Fig. 100, 101 Tafel VIII). Dabei schließt die Gruppierung der Chromosomen in der Kernplatte oft wieder nahe an jene in homöotypischen Kernspindeln an (Fig. 100). Ich möchte vermuten, daß es der Einfluß des umgebenden Cytoplasma ist, der die Chromosomen in dieselben Lagen bringen möchte, welche sie bei heterotypischer Teilung in dem nämlichen Medium einnahmen. Im übrigen kommen auch andere Anordnungen der Chromosomen hier vor, wie das unsere Fig. 101 Tafel VIII beispielsweise zeigt.

Die tetraëdrische Teilung der Mutterzelle wird nach Anlage der Enkelkerne in gewohnter Weise vollzogen und es stellt sich dann auch, wie sonst, die Anlage einer Mehrzahl von Makrosporen und die baldige Förderung einer einzigen unter ihnen ein. Die diploide Zahl der Chromosomen lenkt also den Gang dieser Entwicklung nicht von dem ererbten Wege ab.

Das Verhältnis, in welchem man haploide und diploide Kerne in den Sporenmutterzellen antrifft, schwankt je nach den untersuchten Individuen der Pflanze und bei einem gegebenen Individuum öfters auch je nach dem Sporokarp. Die Mehrzahl der aus den Goebelschen Sporokarpien erzogenen Pflanzen bildete vorwiegeud diploide Makrosporen aus. Manche Individuen erzeugten solche fast ausschließlich. Im allgemeinen konnte man darauf rechnen, diploiden Makrosporen in einem Sporokarp um so häufiger zu begegnen, je geringer die Zahl der Sporenmutterzellen war, die man in den Makrosporangien angelegt sah. In Zusammenhang damit konnte es auch auffallen, daß Mutterzellen, die diploide Kerne bergen, sich öfters durch bedeutende Größe von den haploiden auszeichnen. Es blieb aber durchaus nicht ausgeschlossen, daß zu 16 angelegte Mutterzellen gewohnter Dimensionen zu diploider Teilung schritten. Öfters ließ sich auch feststellen, daß verspätete Makrosporangien dazu neigen, zur haploiden Entwicklungsform zurückzukehren. Im allgemeinen fällt auf, daß der Eintritt in den diploiden Entwicklungsgang auch die Gleichzeitigkeit der Zustände in den Makrosporangien stört. In haploiden Arten, wie Marsilia quadrifoliata oder M. hirsuta, folgen die einzelnen Teilungsstadien einander im allgemeinen a tempo; in diploiden Arten halten die Vorgänge in den Makrosporangien nur bis zur Synapsis gleichen Schritt, weiterhin kann man aber neben Makrosporenmutterzellen, welche die tetraëdrische Teilung schon ausführen oder bereits ausgeführt haben, andere antreffen, welche im ersten Teilungsschritt stehen. Solche Abweichungen sowie eine herabgesetzte Mutterzellenzahl legen es dem Beobachter gleich nahe, Diploidie in der von ihm untersuchten Frucht zu erwarten.

Die Neigung zur Haploidie herrscht dann in den Mikrosporangien auch in diesem Falle vor (Fig. 102 Tafel VIII), ohne Diploidie damit auszuschließen. Im allgemeinen wird die Anlage von 16 Mutterzellen wieder bevorzugt, was an sich, wie schon bemerkt, die Haploidie jedenfalls fördert. Doch kommen auch Anlagen von weniger als 16 Mutterzellen nicht eben selten vor, damit wohl im Zusammenhang die diploide Zahl (Fig. 16). Diese kann sich aber auch bei Vorhandensein von 16 Mutterzellen einstellen. Andererseits sind mir gelegentlich haploide Kernspindeln selbst in solchen Mikrosporangien begegnet, die nur vier Mutterzellen angelegt hatten. Eigentümlich verhielten sich in meinen Kulturpflanzen die darauf folgenden Zustände. Die Mikrosporenmutterzellen vermochten nicht einmal ihre erste Teilung auszuführen. Mit Anlage der Kernspindel war ihre Entwicklungsenergie erschöpft. Der Umstand, daß in den haploiden Kernspindeln der Mikrosporenmutterzellen sehr häufig solche vorzeitige Trennungen der Chromosomenpaare sich vollziehen (Fig. 102), wie ich sie in Makrosporenmutterzellen schon geschildert habe, erweckt die Vorstellung, diese könnten die Schuld an dem Ausbleiben der Kernteilung tragen. Doch das mag dahingestellt bleiben. In allen Fällen tritt alsbald eine Schrumpfung der Mutterzellprotoplasten ein. Bei Beginn derselben umgibt sich der Protoplast meist mit einer Membran (Fig. 104), die weiterhin nicht unmerkliche Dicke erreichen kann (Fig. 105). Es erinnert das an Vorgänge, die sich in den Pollenmutterzellen mancher apogamer Eualchimillen abspielen[1]), neuerdings auch für die ebenfalls apogame Wikstroemia indica von Hans Winkler beschrieben werden[2]). In so umhüllten Mikrosporenmutterzellen unserer Marsilia war der im Spindelstadium verharrende Kern weiterhin nachweisbar (Fig. 104, 105 Tafel VIII).

Im wesentlichen ganz ebenso wie die aus den Goebelschen Sporokarpien erzogenen Pflanzen verhielten sich die, welche ich aus den Früchten erzielte, die Ferdinand v. Müller 1894 gesammelt und nach Kew gesandt hatte. Die Goebelschen Sporokarpien stammten ja ebenfalls von Ferdinand v. Müller her und gehörten tatsächlich derselben Spezies an, die das Material für Kew lieferte. Die Mikrosporenmutterzellen auch aller der aus den Kewschen Sporokarpien erzogenen Exemplare von Marsilia Drummondii A. Br. blieben nach Anlage der ersten Kernspindel in der Entwicklung stehen. Zu berücksichtigen bleibt dabei freilich, daß meine sämmtlichen Marsilien annähernd denselben Bedingungen bei ihrer Kultur in unserem botanischen Garten ausgesetzt waren, und daß diese hemmend auf die Mikrosporenbildung bestimmter Arten wirken konnten. Machten sich doch solche Einflüsse, wenn auch in geringerem Maße, auf die nicht apogame Marsilia elata A. Br. geltend. Hingegen war das nicht der Fall für unsere Marsilia quadrifoliata und für M. hirsuta, ungeachtet letztere, gleich M. Drummondii und M. elata eine neuholländische Art darstellt. Übrigens sind mir auch bei Marsilia quadrifoliata in den Mikrosporenmutterzellen, hingegen nicht in den Makrosporenmutterzellen, Reduktionsspindeln mit zerstreuten Chromosomen vorgekommen, gewissermaßen als erstes Anzeichen der bei der Gattung so verbreiteten Schwächung der männlichen Bildungstendenzen. Besondere Sorgfalt wenden wir erst seit zwei Jahren unseren Marsilia-Kulturen zu. Möglicherweise werden wir noch bessere Bedingungen für Fruchtbildung erzielen, wenn uns längere Erfahrung zu Gebote steht, und es gelingt den klimatischen Verschiedenheiten, welche die einzelnen Arten verlangen, sich mehr anzupassen.

---

[1]) Vergl. meinen Aufsatz über die Apogamie der Eualchimillen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 97.

[2]) Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg II. Ann. du jad. bot. de Buitenzorg, 2e Sér., Tome V, 1906, pag. 223.

Nicht anders als die vorgenannten verhielten sich die Pflanzen von Marsilia Drummondii A. Br., die ich aus den Wiener Früchten erzog, die mir R. v. Wettstein gesandt hatte. Die Makrosporenmutterzellen erwiesen sich als fast durchweg diploid, die Mikrosporenmutterzellen haploid. Letztere blieben wiederum auf dem Stadium der Reduktionsspindel stehen. Um die Höhlungen, welche die geschrumpften Körper der Mikrosporenmutterzellen einschlossen, schritt die Plasmodialtapete hin und wieder zur Anlage eines Periniums.

Eine Überraschung war es für mich in den Sporokarpien, die eine uns aus Rom gesandte Marsilia Drummondii in unserem Garten bildete, eine Anzahl gut ausgestalteter Mikrosporen zu finden. Die Pflanze glich in ihrem Aussehen durchaus den Exemplaren, die wir aus den Goebelschen und den aus Kew erhaltenen, v. Müllerschen Sporokarpien erzogen hatten. Da mußten also doch wohl auch innere Dispositionen mitgewirkt haben, um diese Verschiedenheiten zu veranlassen, da die betreffenden Pflanzen denselben Bedingungen ausgesetzt waren. Die äußeren Einflüsse wirkten jedenfalls aber mit, da tatsächlich die Originalsporokarpien von Goebel und die v. Wettsteinschen ebenfalls eine größere oder geringere Zahl gut ausgebildeter Mikrosporen einschlossen. Am wenigsten solcher fand ich in den v. Müllerschen Sporokarpien aus Kew. Wie in den erstangeführten Original-Sporokarpien, so waren auch in den an der römischen Pflanze bei uns erzogenen, einzelne Mikrosporangien zu finden, deren Inhalt ausschließlich aus normal aussehenden, schwarzbehäuteten, fast runden Mikrosporen, deren Zahl zwischen 32 und 64 schwankte, bestand; andre Mikrosporangien führten außer solchen normal aussehenden, auch kleinere braungefärbte, mehr oder weniger eingestülpte Mikrosporen. Die vorwiegende Mehrzahl der Mikrosporangien war mit geschrumpften gelbbraunen Mikrosporenmutterzellen erfüllt. Zwischen letzteren weisen solche Mikrosporangien stets gelbbraune rundliche Gebilde auf, von weit geringerer, wechselnder Größe, die aus dem unverbrauchten kernhaltigen Tapetenplasma hervorgehen und sich ebenso wie entleerte Mikrosporen oder Mikrosporenmutterzellen im umgebenden Wasser mit Gallerthüllen umgeben. Aus den normal aussehenden Mikrosporen meiner römischen Pflanze gelang es mir aber ebensowenig Spermatozoiden zu erhalten, wie aus dem Goebelschen, Kewschen und Dielschen Material.

Die Untersuchung junger Sporokarpien meiner römischen Pflanze zeigten die Makrosporenmutterzellen fast durchweg diploid. Die Mikrosporenmutterzellen waren haploid mit schlankeren, doch in geringer Zahl auch diploid mit dickeren und kürzeren Kernspindeln. Die Entwicklung der haploiden blieb wiederum auf dem Stadium der Reduktionsspindel im allgemeinen stehen. Doch bildeten einzelne Mikrosporangien eine Ausnahme von diesem Verhalten. Die Neigung der diploiden Mikrosporenmutterzellen ihre Entwicklung fortzusetzen schien jene der haploiden zu überbieten. Es ist somit nicht unwahrscheinlich, daß zu mindest ein Teil der zur fertigen Ausbildung gelangenden Mikrosporen diploid ist.

Für eine Anzahl von Marsilien, die in unserem Garten schon lange in Kultur sind und die nunmehr als M. macra A. Br. bestimmt und somit auch als einer neuholländischen Art angehörend erkannt wurden, ließ sich ebenfalls diploide Sporenbildung nachweisen. Bei der Untersuchung reifer Sporokarpien fanden sich gut ausgebildete Makrosporen, hingegen nur mißgebildete Mikrosporenanlagen. Letztere entsprachen einerseits verkümmerten ungeteilten Mutterzellen, andererseits zu vier zusammenhängenden, dabei oft ungleich großen, abgestorbenen Sporen, oder endlich auch getrennten Sporen, welche schrumpften, ohne ihre Reife zu erlangen. Zwischen solchen abgestorbenen Anlagen lagen die von uns schon erwähnten körnigen Gebilde.

Die Mehrzahl der Kernspindeln in den Makrosporenmutterzellen dieser Marsilia macra war diploid. Damit ging Hand in Hand die Verschiedenheit der Mutterzellenzahl und die Ungleichzeitigkeit der Teilungsvorgänge. In Fig. 106 Tafel VIII bringe ich eine haploide Reduktionsspindel aus einer Makrosporenmutterzelle unserer Pflanze zur Darstellung, in Fig. 107 eine entsprechende Kernspindel mit nicht reduzierter Chromosomenzahl. In Fig. 108 ist die Kernplatte einer solchen Spindel in schräger Ansicht vorgeführt. Eine Reduktionsspindel mit zerstreuten Chromosomen, wie sie auch hier oft zu beobachten war, habe ich in Fig. 109 gezeichnet. Sehr auffällig waren in den Makrosporenmutterzellen dieser Marsilia macra die Strahlungen in der Anaphase der ersten Teilung ausgebildet (Fig. 110 u. 111 Tafel VIII). Sie waren, wie unsere Figuren deutlich zeigen, nicht auf den Spindelpol zentriert, sondern nach der Außenseite des ganzen Tochterchromosomkomplexes gerichtet. Die Polansichten solcher Tochterkernanlagen ließen oft besonders leicht die diploide Zahl der Chromosomen sicherstellen (Fig. 112). Mehrere Male, jedenfalls häufiger als bei anderen Marsiliaarten, sind mir bei dieser Art dreipolige Spindeln in den Makrosporenmutterzellen begegnet. — Die Mikrosporenmutterzellen sind wieder fast durchweg haploid. Sie brachten es an unseren beiden fruktifizierenden Stöcken meist wieder nicht über das erste Spindelstadium. Ein Teil von ihnen trat in weitere Entwicklungsvorgänge ein, doch ohne bis zur Ausgestaltung normal aussehender Mikrosporen zu gelangen.

Zwei kräftige Exemplare von Marsilien, welche die Bezeichnung M. Drummondii trugen, die eine schon lange in unserem Garten, die andere aus dem botanischen Garten von Göttingen, dorthin wohl aber aus unserem Garten geliefert, verhielten sich im wesentlichen so wie die eben geschilderte M. macra. Bestimmt wurden sie als die ostaustralische Marsilia Nardu A. Br. (M. Drummondii orientalis). Unser Bonner Exemplar zeigte mehr haploide Kernspindeln in seinen Sporangien als das Göttinger, gleichzeitig bedeutende Neigung zur Dispersion der Chromosomen innerhalb der haploiden Kernspindeln. Jedenfalls handelte es sich bei allen Marsilien, für die ich bisher diploide Sporenmutterzellen nachweisen konnte, um neuholländische Arten. Bei Marsiliaarten anderer Kontinente gelang mir das zurzeit nicht, doch habe ich ihrer auch weniger untersucht. Daß aber auch nicht alle neuholländischen Marsilien die Fähigkeit zur diploiden Sporenbildung erlangt haben, das zeigten mir Marsilia elata und M. hirsuta, zum mindesten die von mir untersuchten Pflanzen. Ganz normalgeschlechtlich scheint auch die neuholländische Marsilia salvatrix Hanstein gewesen zu sein, bei der J. v. Hanstein die Bildung der Spermatozoiden, das Sichöffnen des Archegoniumhalses und die Befruchtung seinerzeit studierte[1]). Denn nur eine einzige

---

[1]) Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia. Jahrb. f. wiss. Bot. 1865, Bd. IV, pag. 196.

Angabe von Hanstein bietet eventuell Anknüpfung für die Vorstellung, daß auch sein Untersuchungsmaterial nicht ganz frei von diploiden Makrosporen gewesen sei. Er schreibt nämlich: „Der Halskanal der befruchteten Archegonien bräunt sich meist sehr bald, der der unbefruchteten meist gar nicht oder spät. Doch habe ich auch unbefruchtete Archegonien lange ungebräunt bleiben sehen und sie für befruchtet gehalten, bis das Schwellen des Keims das Gegenteil bewies.“ Jetzt würde selbstverständlich der Wunsch nach der Feststellung bestehen, ob an solchen ungebräunt gebliebenen Archegonien sich der Hals überhaupt geöffnet habe, und ob nicht apogame Keimbildung vorliege[1]).

Meine Untersuchungen ergaben, daß auch jene neuholländischen Marsiliaarten, welche diploide Makrosporen bilden, in einer größeren oder geringeren Zahl von Makrosporenmutterzellen haploide Kernspindeln anlegen. Es eröffnet damit sich die Möglichkeit, daß fertige Sporokarpien neben diploiden Makrosporen auch haploide führen können. Vorausgesetzt nun, es gelänge so ausgestalteten Pflanzen auch keimfähige Mikrosporen zu reifen, so wäre nicht ausgeschlossen, daß bei der Aussaat sowohl auf apogamem, als auch auf geschlechtlichem Wege Keimlinge entständen. Es gelang mir nicht, einen solchen Fall anzutreffen, was sich aber hinlänglich aus dem Umstande erklärt, daß mir keine Sporokarpien apogamer Arten in die Hände kamen, deren Mikrosporen keimfähig gewesen wären. Also nur beim Studium der aus den Makrosporen dieser Sporokarpien sich bildenden Prothallien hätten mir haploide Kerne, falls vorhanden, auffallen können. Das ist nun kein einziges Mal geschehen. Nur an einem jungen Prothallium, das sein Ei bereits angelegt hatte, dem aber die Kanalzelle noch fehlte, studierte ich längere Zeit die Kernspindel einer Hüllzelle, im Zweifel verbleibend, ob sie diploid oder haploid sei. Ihre Kernplatte war im Profil zu sehen und eine sichere Entscheidung über die Chromosomenzahl schwer an ihr zu treffen. Einen zweiten für Chromosomenzählung geeigneten Teilungszustand führte dieses Prothallium nicht. Ich hätte es überhaupt ohne sichere Entscheidung beiseite legen müssen, wären Anknüpfungspunkte für eine solche nicht der Kerngröße abzugewinnen gewesen. Ich zeichnete die sämtlichen Kerne dieses Prothalliums und verglich sie mit den Kernen anderer, sicher diploider Prothallien desselben Entwicklungszustandes. Ein entsprechender Entwicklungszustand muß es sein, den man in Vergleich zieht, weil die Kerne einer Prothalliumanlage während der rasch aufeinander folgenden Teilungen, die sich in ihr vollziehen, an Größe abnehmen, bis sie einen gewissen Durchmesser erreicht haben. Das hängt damit zusammen, daß sie nicht allein Chromosomen führen, sondern auch Nährstoffe, mit welchen der Makrosporenkern reich ausgestattet ist und die auf seine Nachkommen verteilt werden. Ich komme auf diese Erscheinung später zurück. Hier sei nur festgestellt, daß aus den Messungen der Kerne sich ergab, daß auch dieses eine Prothallium, über dessen Chromosomenzahl ich im Zweifel blieb, in der Kerngröße mit anderen gleichalterigen Prothallien übereinstimme, aus dem Vergleich sich somit keine Anhaltspunkte für seine etwaige haploide Natur ergaben.

---

[1]) l. c. pag. 224.

Da mein Material von Marsilia Drummondii durchweg nur diploide Prothallien aus seinen Makrosporen bildete, so fiel die Möglichkeit für mich weg, die Größe etwaiger haploider Prothalliumkerne bei dieser Art zu messen und einen Vergleich mit ihnen anzustellen. Hingegen war das möglich bei Heranziehung anderer Marsiliaarten, die haploide Prothallien aufweisen.

Es mußte uns bei Betrachtung junger Prothallienanlagen von Marsilia Drummondii und von M. vestita bereits auffallen, wie wesentlich verschieden ihre Größe ist. Wir können uns das auch sofort vergegenwärtigen, indem wir einen Blick auf unsere Fig. 15 Tafel III und Fig. 43 Tafel V werfen, die annähernd den gleichen Entwicklungszustand der Prothallien beider Arten im Längsschnitt vorführen. Noch lehrreicher ist die Gegenüberstellung der Querschnitte Fig. 20 Tafel IV und Fig. 50 Tafel V, die beide das reife Prothallium in Höhe der Eikerne trafen. Der Größenunterschied, den die Kerne der die Zentralzelle umgebenden Prothalliumzellen zeigen, ist ganz bedeutend und bedeutender noch dieser Unterschied für die beiden Eikerne. Die größeren Kerne sind diploid, die kleineren haploid. Allein das könnte immerhin eine andere Ursache als deren diploide und haploide Natur haben und durch die spezifische Verschiedenheit der beiden Spezies, die verschiedenen Gruppen der Gattung angehören, bedingt sein. Allein ganz dieselben Größenunterschiede im weiblichen Prothallium verraten die diploide Marsilia Drummondii und die haploide Marsilia elata A. Br., ungeachtet sie beide der Gruppe der M. Drummondii angehören und sehr nahe miteinander verwandt sind. Der haploide Querschnitt der Marsilia vestita (Fig. 20 Tafel IV) könnte fast als ein solcher von Marsilia elata gelten. Zum Zwecke des Vergleichs habe ich eine größere Zahl von Messungen bei Marsilia Drummondii und M. elata vorgenommen, und zwar damit völlig Entsprechendes einander gegenübergestellt werde, an eben solchen Querschnitten fertiger Prothallien wie sie durch meine Figuren 20 Tafel IV und 50 Tafel V vorgeführt werden. Stets wählte ich dabei jenen Schnitt der Serie aus, der die Mediane des Eikerns in sich faßte. Den Schnitt zeichnete ich mit Hilfe der Kamera bei 1600facher Vergrößerung und führte dann die Messungen an der Zeichnung aus. Dabei ergab sich für die Prothallienkerne der Marsilia Drummondii (von Goebel erhaltenes Material) im Durchschnitt ein Durchmesser von 0,013 mm, für jene der M. elata (Material von Bailey gesammelt aus Kew) von 0,008 mm. Der Eikern der ersten Art wies im Durchschnitt einen Durchmesser von 0,031 mm auf, jener der zweiten Art von 0,017 mm. Der radiale Durchmesser der mit diploiden Kernen versehenen Prothalliumzellen war etwa um ein Drittel größer als jener, die haploide Kerne führten; der Durchmesser der diploiden Eier überstieg um etwa ein Viertel den der haploiden. Abgesehen von dem, was uns an diesen Messungen am meisten interessiert, daß sie uns nämlich einen leicht nachweisbaren Größenunterschied zwischen den apogamen und den auf Befruchtung eingerichteten Eiern der Marsilien ergaben, hat dieser lehrreiche Fall auch die allgemeine Tragweite, daß er uns die Größenbeziehungen zwischen Zellleib und Chromosomenzahl der Kerne von neuem zeigt. Die auffälligen Nukleolen, die jeder Prothalliumkern in Mehrzahl führt, zeigen auch deutlich an, daß die diploiden Kerne reicher an dieser Substanz sind als die haploiden. Daß diploide Kerne sich auch in den Makrosporenmutterzellen durch reicheren Inhalt auszeichneten, habe ich schon früher erwähnt.

Wenn es mir auch in meinem ausschließlich diploiden Material von Marsilia Drummondii nicht gelang auf Befruchtung eingerichtete haploide Prothallien anzutreffen, so geht andererseits doch aus den Ergebnissen meiner Untersuchung über Makrosporenbildung hervor, daß solche sehr wohl möglich bei dieser Art sind. Das läßt zum mindesten sich annehmen, da man doch Makrosporenmutterzellen mit haploiden Kernen antrifft. Nur unter der Voraussetzung, daß bei Marsilia Drummondii aus solchen haploiden Mutterzellen unter dem Einfluß bestimmter Verhältnisse, oder wenn besondere Rassen oder Individuen vorliegen, entwicklungsfähige Makrosporen hervorgehen, läßt sich der Ausfall der W. R. Shawschen Versuche[1], über die ich schon berichtet habe, begreifen. Die Mikrosporen des W. R. Shawschen Materials bildeten Spermatozoiden. Angenommen nun, seine Sporokarpien enthielten außer apogamen Makrosporen auch auf Befruchtung eingerichtete, so mußte die Zahl der erzeugten Keime in den Versuchen verschieden ausfallen, je nachdem sie mit isolierten Makrosporen, oder bei Anwesenheit von Mikrosporen ausgeführt wurden. Von isolierten Makrosporen konnten nur die apogamen zur Keimbildung schreiten, von nicht isolierten die apogamen und die befruchteten. Die Zahl der apogamen Makrosporen dominierte allem Anschein nach in dem W. R. Shawschen Material, welches somit sich nur gradweise von dem meinigen unterschied. — Von 62 isolierten Makrosporen erhielt W. R. Shaw 33 Keime, also im Verhältnis von 53 auf 100; von 101 nicht isolierten Makrosporen 69 Keime, also 69 Proz. Die Zahlen, um die es sich handelt, sind zwar für weitgehende Schlußfolgerungen zu klein, jedoch immerhin zu brauchen, da es sich um mehrere Versuche mit Sporen verschiedener Sporokarpien handelte und der Ausfall immer gleichsinnig blieb. — Ich erwähnte schon, daß die W. R. Shawsche Mitteilung, er habe seine Sporokarpien aus Kew erhalten, für mich Veranlassung war, mir aus Kew Untersuchungsmaterial zu erbitten. W. R. Shaw schrieb mir, sein Material sei nach Kew von Ferdinand v. Müller eingeliefert worden, dasselbe gilt auch von der einen Sorte Sporokarpien, die ich unter der Bezeichnung Marsilia Drummondii aus Kew bekam. Da aber die Sporokarpien meiner Sendung keine Spermatozoiden bildeten, so frägt sich sehr, ob sie einer und derselben Sendung F. v. Müllers entstammen. Das mir zur Verfügung gestellte Material hatte F. v. Mülller im Jahre 1894 gesammelt. W. R. Shaw führte seine Untersuchungen im Jahre 1896, ich in dem verflossenen Jahre 1905 und in diesem aus. Da entsteht die Frage, ob nicht zwei Jahre nach dem Einsammeln der Sporokarpien ihre Mikrosporen noch keimfähig waren, im Laufe der elf Jahre aber ihre Keimfähigkeit einbüßten. Es könnte ja möglicherweise die Keimfähigkeit der apogamen Sporen bei dieser Art länger andauern als die der haploiden. So nahe eine solche Annahme liegt, so ist sie in diesem Falle doch nicht gerade sehr wahrscheinlich, denn auch die von L. Diels im Jahre 1901 gesammelten Sporokarpien derselben Marsilia-art waren ohne keimfähige Mikrosporen, während andererseits die Früchte der haploiden Marsilia elata A. Br., die F. M. Bailey im Jahre 1892 in Neuholland gesammelt hatte, unter genau den gleichen Aufbewahrungsbedingungen in Kew die Keimkraft ihrer Mikrosporen bewahrten. Statt somit zu der Hypothese zu greifen, daß diploide Sporen in derselben Frucht länger entwicklungsfähig bleiben als die haploiden, ist es zunächst richtiger, in Erwägung zu ziehen, ob nicht W. R. Shaw eine andere Marsilia aus der Gruppe der Drummondii als ich in Händen hatte, oder nur eine Form der M. Drummondii, deren Verhalten von jener meiner

---

[1] Bot. Gazette 1892, pag. 114.

Formen abwich. Alexander Nathansohn gibt von einem Teil der Sporokarpien von „Marsilia Drummondii“, die er in seinen Versuchen benutzte, an[1]), daß sie von W. R. Shaw stammten. Es hätte möglicherweise der Rest des Materials aus Kew sein können, mit dem W. R. Shaw im Jahre 1896 experimentierte. Leider geht Alexander Nathansohn auf die Keimfähigkeit der Mikrosporen dieser von ihm 1900 verwendeten Sporokarpien nicht ein. Aus seinen über das Verhalten isolierter Makrosporen gemachten Angaben lassen sich auch anderweitige Schlüsse auf die etwaige Identität unserer Materialien nicht ziehen. W. R. Shaw hat seiner Mitteilung über „Parthenogenesis“ bei Marsilia keine Figuren beigefügt, aus denen ich nach dem Größenverhältnis der Kerne jetzt ein Urteil über deren diploide oder haploide Natur mir bilden könnte. Sollte die schon einmal zitierte Mitteilung von W. C. Coker[2]) über den Nucleus der Sporenhöhlung in den Prothallien von Marsilia, der eine Abbildung beigefügt ist, sich wirklich auf Marsilia Drummondii beziehen, so müßte aus der Figur auf haploide Chromosomenzahl geschlossen werden. Denn der Eikern ist zu klein, als daß er diploid sein könnte. Der angegebenen Vergrößerung nach hätte er überhaupt nur einen Durchmesser von etwa 0,012 mm aufzuweisen gehabt; doch legt der Vergleich mit meinen Figuren auch sonstiger Marsiliaarten die Annahme nahe, daß eine zu hohe Vergrößerungsziffer in diesem Falle angegeben ist.

Da meine apogamen Pflanzen außer diploiden auch haploide Sporenanlagen bildeten, so hätte es, wie schon erwähnt, an sich nichts überraschendes, wenn es Pflanzen, selbst von Marsilia Drummondii A. Br. gäbe, aus deren Sporokarpien sowohl apogame als auch sexuelle Pflanzen hervorgehen könnten. Wer etwa in Zukunft über solches Material verfügen sollte, hätte auch darauf zu achten, ob nicht die sexuell erzeugten Pflanzen dazu neigen, vorwiegend haploide, die apogam entstandenen vorwiegend diploide Sporen zu bilden.

Ich habe die ungeschlechtliche Keimbildung, die ich für Marsilia Drummondii A. Br. feststellen konnte, als Apogamie bezeichnet und nicht als Parthenogenesis: es fragt sich auch hier wieder, mit welchem Rechte. Indem ich diesen neuen Fall den apogamen Vorgängen anreihe, bleibe ich nur den Prinzipien treu, die mich auch in meiner Alchimillenarbeit geleitet haben und die mich veranlassen, den Schwerpunkt der Erscheinung in die ausbleibende Reduktion der Chromosomen-

---

1) l. c. pag. 105.
2) Bot. Gazette 1903, pag. 137.

zahl zu verlegen. Hans Winkler bekämpft auch in seiner letzten Arbeit „über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey“ diesen meinen Standpunkt[1]) und entwickelt dann des weiteren die Ansichten, die er sich über Befruchtungsbedürftigkeit, Befruchtungsfähigkeit der Eier, Apogamie, die Ursache und Auslösung der Parthenogenesis, die Bedeutung der Reduktion der Chromosomenzahl und das Wesen der Chromosomen gebildet hat. Auf eine erneute Behandlung dieser Fragen sehe ich hier um so weniger Grund einzugehen, da Hans Winkler nicht mit neuen Tatsachen operiert, sondern nur seine Ansichten über alle diese Dinge entwickelt. Ich beschränke mich hier daher nur darauf, einigen Angaben, auf die Hans Winkler sich stützt, entgegenzutreten, wobei ich mich zum Teil auch auf neue, durch diese Arbeit geförderte Tatsachen berufen kann.

Ich hätte, meint Hans Winkler[2]), „als Beweis“ für meine Ansicht, „daß nur das ein echtes Ei sei, das die haploide Chromosomenzahl besitze“, nichts weiter angeführt. Es erschien mir selbstverständlich, daß das Ei mit diploider Chromosomenzahl ein rein vegetativer Körper sei. Darin möchte Hans Winkler eine Überschätzung der Bedeutung erblicken, die die Chromosomenzahl für den physiologischen Charakter der Zelle hat. So könnte man im besonderen auch Fälle im Pflanzenreich anführen, wo eine spontane Vermehrung der Chromosomenzahl erfolgt[3]). Dahin gehöre die von Guignard entdeckte und von Sargant und Mottier bestätigte plötzliche Vermehrung der Chromosomenzahl von 12 auf 16—30 im unteren Kern der keimenden Makrospore von Lilium Martagon, ferner der von Němec geführte Nachweis, daß in verwundeten Wurzeln von Farnen und von Allium Cepa hyperchromatische Kerne entstehen, deren reicher Chromatingehalt auf dem Besitz der zwei- bis vierfachen der normalen Chromosomenmenge beruhe. Zu diesen Angaben über spontane Vermehrung der Chromosomenzahl und den daraus gezogenen Schlüssen möchte ich nun zunächst bemerken, daß es wohl etwas mißlich ist, sich auf ganz ungewohnte oder gar pathologische Erscheinungen zu stützen, um aus ihnen Gesichtspunkte genereller Art abzuleiten. Ausnahmefälle verlangen zunächst selber der Aufklärung, die auf umgekehrtem Wege anzustreben ist, wobei man sich durch allgemein verbreitete Vorgänge leiten lassen soll. Der hier gegen mich erhobene Einwand erinnert mich zunächst an jenen der mich in Oxford im Jahre 1894, in einer Sitzung der British Association for the Advancement of Science[1]) im Laufe der Diskussion traf, ich dürfe der Chromosomenzahl keine so große Bedeutung beilegen, da in den Eiern von Oomyceten und von Vancheria zahlreiche Kerne verschmelzen, um den Eikern zu bilden, mit welchem nur ein Spermakern sich vereinigt. Ich erwiderte darauf, diese scheinbar widersprechenden Fälle verlangten noch der Aufklärung, und diese brachte späterhin eine überaus wichtige Bestätigung der Ansichten, welche ich vertrat. Sie zeigte nämlich, daß in diesen ungewohnten Fällen besondere Vorgänge einsetzen, um den Eikern auf die Einzahl zu beschränken und so den beiden kopulierenden Geschlechtskernen die gleiche Chromosomenzahl zu sichern. Ebenso hat es sich seitdem gezeigt[2]), daß bei der „doppelten“ und „dreifachen“ Befruchtung der Florideen in Wirklichkeit sich nur einmal die Befruchtung durch Vereinigung eines Spermakerns und eines Eikerns vollzieht und daß eine weitere Verschmelzung des so erzeugten Keimkerns mit Auxiliarkernen nicht erfolgt. Für das ganz vereinzelte Verhalten des unteren Embryosackkerns von *Lilium*, der unvermittelt mit vermehrter Chromosomenzahl in Teilung eintritt, habe ich bereits nach einer provisorischen Erklärung gesucht, die, wie mir scheint, Berücksichtigung verdient. Sie ist jedenfalls berechtigter als das umgekehrte Verfahren, diesen Ausnahmefall als Beleg dafür anzuführen, daß ich die Bedeutung der Chromosomenzahl überschätze. Ich habe darauf hingewiesen[3]), daß im Embryosack von Lilium ein besonderer Fall vorliegt, aus dem sich vielleicht auch das besondere Verhalten des unteren Embryosackkerns ableiten ließe. Die Embryosackmutterzelle von Lilium wird unmittelbar zur Embryosackanlage. Infolgedessen gelangt in das untere Ende dieser Anlage als erster Antipodenkern nicht ein Kern, der einem typischen Teilungsschritt seine Entstehung verdankt, sondern ein Kern, der aus der Reduktionsteilung hervorging. In diesem Kerne ist aber die Längsspaltung der Chromosomen schon für den nächsten Teilungsschritt vorbereitet, so daß bei geförderter Ernährung, im Antipodenkern auch wohl diese Längshälften sich in den Prophasen trennen und eine zweite selbständige Längsspaltung ausführen könnten. Für die von B. Němec beobachtete Chromosomenvermehrung in Kernen dekapitierter Wurzeln, gibt dieser selbst nur Wahrscheinlichkeitserklärungen[1]). Den von ihm Versuchten könnte auch noch eventuell die Annahme hinzugefügt werden, es könne Hypertrophie Längsteilungen der Chromosomen veranlassen, ohne daß diese von Kernteilung gefolgt seien.

---

[1]) Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg II. Ann. de Jardin Bot. de Buitenzorg, 2e sér., Tom. V, 1906, pag. 234.

[2]) l. c. pag. 237.

[3]) l. c. pag. 241.

---

[1]) Ich hielt damals den Vortrag über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Vergl. für den damaligen Stand dieser Frage auch meinen Aufsatz über Periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Zentralbl. 1894, Bd. XIV, pag. 861 ff.

[2]) Fr. Oltmanns, Zur Entwicklungsgeschichte der Florideen. Bot. Ztg., I. Abt. 1898, pag. 99.

[3]) Die Apogamie der Eualchimillen etc. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 142,

Hans Winkler wäre geneigt, den von mir eingenommenen Standpunkt als berechtigt anzuerkennen[2]), wenn sich zeigen ließe, daß den mit unreduzierter Chromosomenzahl ausgestatteten Eiern sowohl die Befruchtungsbedürftigkeit wie auch die Befruchtungsfähigkeit abgehen. Ich glaube, daß die „parthenogenetischen" Marsilien eine ziemlich bündige Antwort auf eine so formulierte Frage erteilen. Womit kann nämlich das apogame Ei einer Marsilia besser beweisen, daß es weder befruchtungsbedürftig noch befruchtungsfähig ist, als daß es den Spermatozoiden den Eintritt in das Archegonium unmöglich macht? Während ein die reduzierte Chromosomenzahl führendes Ei die Kanalzellen zur Verquellung bringt, dadurch ein Öffnen des Archegoniumhalses bewirkt und dann chemotaktisch die Bewegungsrichtung der Spermatozoiden beeinflußt, fällt dieses alles bei dem diploiden Ei hinweg. Die Kanalzellen verquellen nicht, der Archegoniumhals öffnet sich nicht, eine Ausscheidung von Stoffen, welche die Spermatozoiden sonst anlocken, findet allem Anschein nach nicht statt. Die diploide Chromosomenzahl bedingt es also, daß im Ei das Befruchtungsbedürfnis sich nicht einstellt und damit auch der Reiz wegfällt, der die Tätigkeiten sonst auslöst, welche die Befruchtung vorbereiten. Also kommt doch wohl eine grundsätzliche Bedeutung an dieser Stelle der Tatsache zu, daß nicht die einfache, sondern die doppelte Chromosomenzahl im Kern vertreten ist. Die Angaben von Alexander Nathansohn über Einwirkung höherer Temperaturen auf die keimenden Makrosporen von Marsilia hat Hans Winkler etwas zu früh für seine Ansichten verwertet[3]).

Während Hans Winkler keinen hohen Wert auf die Zahl der Chromosomen legen möchte, tut es die Natur, zum mindesten im Pflanzenreiche, denn es ist mir zurzeit noch kein Fall bekannt, in welchem die diploide Generation einer Pflanze sich mit der einfachen Chromosomenzahl begnügt hätte. Da in der einfachen Chromosomenzahl alle Erb-

---

1) Studien über die Regeneration 1905, pag. 209.

2) l. c. pag. 239.

3) l. c. pag. 241.

einheiten des betreffenden Organismus vertreten sind, so kann es sich in den doppelchromosomigen Kernen nur um eine Verstärkung der Wirkung handeln, die allem Anschein nach nötig ist, um die der betreffenden Generation zukommenden Entwicklungsvorgänge auszulösen. Sonst würden die Pflanzen sich wohl alle die Tätigkeiten sparen, mit denen sie einsetzen, um der diploiden Generation für die apogame Entwicklung die doppelte Chromosomenzahl zu sichern. Bei jenen niederen pflanzlichen Organismen, welche zwar schon geschlechtlich differenziert sind, die aber aus dem Befruchtungsprodukt noch nicht eine besondere Generation ausgestaltet haben, die vielmehr die Keimung der Zygote gleich mit einem Reduktionsvorgang einleiten, ist demgemäß Parthenogenesis sehr leicht. Ein Ulothrix- oder Spirogyragamet enthält dieselbe Chromosomenzahl wie der Ulothrix- oder Spirogyrafaden; wenn also die Befruchtung unterbleibt, braucht nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, für die Bedürfnisse der einzigen, die Pflanze repräsentierenden haploiden Generation ist unter allen Umständen gesorgt. — Dagegen wird der pflanzliche Gametophyt durch diploide Kerne an der Äußerung seiner spezifischen Gestaltung nicht gehindert. Das wissen wir bereits von der Prothalliumbildung apogamer Phanerogamen, das zeigen die bekannten diploiden Farnprothallien, das lehrt von neuem der Fall der apogamen Marsilien. Diesem Umstand ist wohl zuzuschreiben, daß auch solche Fälle im Entwicklungsgang der Pflanzenwelt sich einstellen konnten, wie Dictyotaceen sie darbieten, daß nämlich die aus dem Befruchtungsprodukt hervorgegangene diploide Generation die Gestalt der haploiden einfach wiederholte[1]).

Um für weitere Beurteilung der Sachlage eine generelle Basis zu gewinnen, wollen wir die apogamen Vorgänge bei Pteridophyten zunächst noch einer Durchsicht unterwerfen.

Da würden am nächsten an die Apogamie der Marsilia jene Fälle bei den Filices anzuschließen sein, wo es zur Anlage von Sporangien an dem Sporophyten zwar noch kommt, diese jedoch auf ihren ersten Entwicklungsstufen in Prothallien auswachsen. Daß solche Prothallien doppelchromosomig sind, läßt sich nicht bezweifeln. Beschrieben haben ihre Bildung bei verschiedenen Farnen vornehmlich Ch. F. Druery, F. O. Bower und W. G. Farlow. Die Literatur ist des näheren angeführt in einem Aufsatze von K. Goebel[2]), auf den ich alsbald zurückkomme. Bis jetzt liegen für Farne noch keine Berichte über Sporenbildung in Sporangien ohne Reduktionsteilung, wie wir sie bei Marsilien kennen gelernt haben, vor, und somit auch nicht Angaben über Prothalliumbildung aus diploiden Sporen und über Keimanlage aus ebensolchen unbefruchteten Eiern. Diese Prothalliumbildung aus Sporangienanlagen, die gegen Marsilia um eine Stufe weiter in den Sporophyt zurückgreift, ist aber für uns nur um so instruktiver. — Noch nähere Verbindung mit dem Sporophyt stellt der Vorgang her, wenn er uns das direkte Auswachsen der Blattränder eines Farnes in Prothallien vorführt. Besondere Aufklärung über solche Erscheinungen verdanken wir Miss L. Digby¹). Sie führte ihre Untersuchungen an Nephrodium pseudo-mas Rich. var. cristata apospora Druery aus. Es handelt sich um eine sehr variable Spezies, wie in dem Aufsatz betont wird, die fast alle Grade von Aposporie und Apogamie aufweist, „ausgenommen echte Parthenogenesis". Die Prothallien gehen unvermittelt aus Randzellen von Blattfiedern hervor, die in Teilung eintreten. Die Teilungszustände der Kerne in den Prothalliumzellen lehren, daß diese Kerne doppelchromosomig sind, sowie die Kerne der diploiden Generation, aus der sie vorgingen. Die Zahl ihrer Chromosomen wurde auf annähernd 50 bestimmt. Unregelmäßige Ausbildung der so entstandenen Prothallien ist nicht gerade selten, doch herrschen die normal ausgestalteten vor, so daß hier ein weiteres Beispiel dafür vorliegt, daß die doppelte Chromosomenzahl eine haploide Generation nicht an ihrer normalen Ausgestaltung zu hindern braucht. Zur Ausbildung des Gewebepolsters, aus dem die Archegonien hervorgehen, brachten es diese Prothallien nicht, wohl aber trugen sie häufig Antheridien. An der Stelle, wo sonst das mehrschichtige Gewebepolster auftritt, war meist eine Keimanlage zu erblicken. Sie stellte einen vegetativen Auswuchs des Prothalliums vor und vollzog allmählich ihre Sonderung. Die nötige Doppelzahl von Chromosomen stand ihr, wie dem apogamen Keim der Eualchimillen, Taraxacum, Thalictrum, Marsilia zur Verfügung.

---

[1]) Vergl. meinen Aufsatz: Zur Frage eines Generationswechsels bei Phäophyceen. Bot. Ztg., II. Abt. 1906, pag. 1.

[2]) Aposporie bei Asplenium dimorphum. Flora 1905, Bd. XCV, pag. 239, Anm. 1.

An den blattbürtigen Prothallien von Nephrodium pseudo-mas var. cristata apospora, die Miss L. Digby untersuchte, fanden sich nur Antheridien vor. Wie diese ausgebildet waren, geht aus der bisherigen Veröffentlichung noch nicht hervor. Spermatozoiden mit doppelter Chromosomenzahl wären eine recht kuriose Erscheinung. Da für die apogamen Phanerogamen und Marsilia Drummondii Eier mit doppelter

---

1) On the Cytology of Apogamy and Apospory II. Preliminary Note on Apospory, Proceedings of the Roy. Soc. 1905, Bd. LXXVI, pag. 463.

Chromosomenzahl nachgewiesen sind, so wären ja immerhin auch solche Spermatozoiden denkbar. Ihre Ausbildung stieße jedenfalls auf weniger Schwierigkeiten, als die von Mikrosporen und Pollenkörnern, deren Anlage so unmittelbar an die Reduktionsteilung anschließt. Bei Asplenium dimorphum, wo K. Goebel vor kurzem[1]) eine ganz ebensolche Prothalliumbildung aus Blatträndern, wie die für Nephrodien geschilderte, beobachtet hat, waren auch Archegonien an den Prothallien zu finden, sogar häufiger als Antheridien. Antheridien und Archegonien zeigten sich im übrigen abnorm gebaut, und fiel die bedeutende Größe der Antheridien auf[2]), die ja wohl durch die Doppelzahl der Chromosomen in den Kernen veranlaßt war. Keimpflanzen gelang es aus diesen Prothallien nicht zu erziehen. Ihre Geschlechtszellen waren eben, wie sich K. Goebel ausdrückt, „minderwertig"; zu vegetativer Keimbildung konnte sich das Prothallium andererseits nicht entschließen.

Von Interesse ist zu notieren, daß während die aus den Blatträndern von Nephrodium pseudo-mas var. cristata apospora erzeugten Prothallien fast ausnahmslos auf den sonst Prothallien zukommenden Gewebebau beschränkt blieben, in die ebenso entstandenen Prothallien von Nephrodium pseudo-mas Rich. var. polydaktyla Wills. ein Gefäßbündelstrang aus dem Blättchen sich fortsetzte[3]). Ganz allmähliche Übergänge des Blattbaues in das Prothallium beobachtete K. Goebel bei seinem aposporen Asplenium dimorphum[4]), was lehrt, daß bei solcher vollständiger Ausschaltung der Sporangien- und Sporenbildung, es an der Grenze der beiden aufeinander folgenden Generationen, zu einer Vermischung der Merkmale sogar kommen kann.

Wie wir andererseits jetzt auch wissen, sind normal angelegte Prothallien mancher Farne, die somit haploide Kerne führen, befähigt, sich durch Kernverschmelzungen diploide Kerne zu verschaffen, und von diesen aus vegetativ in die Bildung der diploiden Generation einzutreten. Zu dieser Angabe, die als „Preliminary Note on Apogamy" von J. B. Farmer, J. E. S. Moore und Miss L. Digby, 1903 veröffentlicht wurde[5]), fügt jetzt Miss. L. Digby noch hinzu[6]), daß nicht weniger als 73 % der untersuchten jungen Prothallien von Nephrodium

---

1) Aposporie von Asplenium dimorphum, Flora 1905, Bd. XCV, pag. 239.

2) l. c. pag. 242.

3) C. Digby, l. c. pag. 467.

4) l. c. pag. 240.

5) On the Cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary Note on Apogamy. Proceedings of the Royal Soc. 1903, Vol. LXXI, pag. 453.

6) l. c. pag. 467.

pseudo-mas var. polydactyla die genannte Erscheinung zeigten. Sie wiesen Stadien des Durchwanderns von Kernen in benachbarte Prothalliumzellen auf, welche dadurch zweikernig wurden

Was soll nun in diesem Wechsel der Erscheinungen noch als Parthenogenesis und was bereits als Apogamie gelten, wenn man sich nicht auf den Standpunkt stellen will, den ich in dieser Frage einnehme? Dadurch, daß ich den Schwerpunkt in den diploiden Charakter des den Keim bildenden Protoplasten hier verlege und die Entwicklung aus ihm als Apogamie bezeichne, gewinne ich ein auf alle Fälle anwendbares Kriterium. Und nur von einem solchen aus lassen sich allgemeine Begriffsbestimmungen vornehmen. Würde ein haploides, somit auf Befruchtung eingerichtetes Marsilia-Ei mit seiner einfachen Chromosomenzahl in die Keimbildung eintreten, so wäre das Parthenogenesis. Sie würde eine solche, meiner Auffassung nach, auch bleiben, wenn ein solches Ei die Ergänzung seiner Chromosomenzahl, nach dem für bestimmte Tiere angegebenen Muster, aus seinem haploiden Zellkern in der Weise vornehme, daß es die Tochterchromosomen seines ersten Teilungsschrittes zu einem diploiden Zellkern vereinigte. Als apogamer, die Befruchtung ersetzender Vorgang müßte es hingegen schon gelten, wenn ein haploides Ei sich die Ergänzung seiner Chromosomen durch Aufnahme eines benachbarten somatischen haploiden Kernes verschafft und dann erst in Entwicklung tritt. Verschmelzungen von zwei somatischen Kernen wie sie in haploiden Prothallien sich unter Umständen vollziehen, würden einen weiteren Schritt auf dieser Bahn sich diploide Kerne in einer haploiden Generation für Anlage der diploiden zu beschaffen, darstellen.

In einer Zusammenstellung recenter Arbeiten über Parthenognese bei Pflanzen äußerte sich Augustin de Candolle[1]) dahin, daß in Fällen, wo die Zelle, welche in Entwicklung eintritt, die Eizelle und nicht eine Nucellarzelle ist und ohne Befruchtung den Keim bildet, doch wohl der Vorgang als Parthenogenesis zu bezeichnen sei[2]). Ich gebe durchaus zu, daß man sich auf diesen Standpunkt stellen kann. Dann läßt man sich eben allein durch die morphologische Ausgestaltung des in Frage stehenden Gebildes bestimmen, sieht von der anderen morphologischen Tatsache, auf die ich Nachdruck lege, nämlich der nicht reduzierten Chromosomenzahl, die, wie wir sahen, sogar Größenzunahme des apogamen Eies bei Marsilia bewirkt, ab, und beachtet auch die physiologischen Eigenschaften dieses Gebildes nicht, das weder befruchtungsbedürftig noch befruchtungsfähig ist, die Aufnahme eines Spermakerns weder braucht, noch, wie bei Marsilia, seinen Eintritt zuläßt.

---

[1]) La Parthénogenèse chez les Plantes d'après les travaux recents. Arch. des sc. phys. et nat. 1905, 4e sér., Tome XIX, pag. 259.

[2]) l. c. pag. 267.

In meiner Alchimilla-Arbeit[1]) erörterte ich die Möglichkeit eines Zusammenhanges zwischen Vielgestaltigkeit und Geschlechtsverlust. Es erschien mir nicht unwahrscheinlich, daß durch Mutantenkreuzungen Sterilität bei Eualchimillen veranlaßt worden sei und mittelbar die Ausbildung der apogamen Fortpflanzung förderte. Die Untersuchung der polymorphen Gattungen Rubus und Rosa, welche trotz ihrer Vielgestaltigkeit in ihren geschlechtlichen Leistungen keine Störung erlitten und Apogamie nicht aufwiesen, lehrte mich aber, daß meine Vorstellnng keine Verallgemeinerung zulasse. Auch hob alsbald Augustin de Candolle in seinem die Parthenogenese behandelten Aufsatz[2]) hervor, daß nach Ansicht von R. Buser die Gruppe der Alchimilla arvensis wahrscheinlicherweise ebenso polymorph wie die der Eualchimillen sei, ohne geschlechtlichen Rückgang aufzuweisen. Daß Polymorphismus dessen ungeachtet Geschlechtsschwächung verursachen und der Apogamie die Wege bahnen könne, ließ sich damit stützen, daß auch verschiedene andere polymorphe Gattungen außer den Eualchimillen, so Taraxacum und Hieracium, diese Erscheinung aufweisen. So dürfte es denn auch nicht bedeutungslos sein, daß der neue, hier konstatierte Fall von Apogamie wieder eine sehr formenreiche Gattung trifft. Innerhalb dieser Gattung Marsilia sind es aber im besonderen noch die Vertreter der Gruppe Marsilia Drummondii, welche sich so polymorph verhalten. Ich habe bereits, als es sich um den Wert der Speziesbestimmungen bei den Marsilien handelte, darauf hingewiesen. Alexander Braun[3]) schreibt darüber wörtlich: „Ich führe alle dieser Abteilung angehörigen Formen vorläufig gesondert auf, ohne über ihren spezifischen Wert entscheiden zu wollen. Reichlichere Einsammlung fruktifizierender Exemplare an möglichst vielen Fundorten, sowie fortgesetzte Beobachtung derselben im kultivierten Zustand werden später ein bestimmtes Urteil darüber erlauben, ob alle diese Formen so innig zusammenhängen, daß sie als Abarten einer Spezies betrachtet werden müssen, oder ob sich dieselben in mehrere unterscheidbare Arten gruppieren lassen.“ An einer anderen

---

1) l. c. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 144.

2) l. c. pag. 272.

3) l. c. Monatsber. d. Berliner Akad. 1870, pag. 734, Anm. 1.

Stelle seines Aufsatzes¹) fügt **Alexander Braun** hinzu: Je nach der Auffassungsweise bestimmt sich die Zahl der bekannten neuholländischen Marsiliaarten sehr verschieden. Man könne deren entweder nur 5 oder auch 15 zählen, wenn man die Formenreihe der Marsilia Drummondii (salvatrix) in Arten auflöst, deren sich nicht weniger als 10 unterscheiden lassen. — In seinen Fragmenta Phytographiae Australiae²) und in brieflichen Mitteilungen an **Alexander Braun** vertrat **Ferdinand v. Müller** die Ansicht, daß sämtliche australische Marsilien nur Formen einer einzigen Art, der M. hirsuta R. Br. seien, die er selbst wieder als Abart der M. quadrifoliata betrachte. Freilich muß an dieser Stelle wieder hinzugefügt werden, daß auch die nordamerikanische Gruppe der M. mucronata A. Br., zu der M. vestita gehört, wenn auch bei weitem nicht in dem Maße, wie jene der M. Drummondii, vielgestaltig ist³), ohne, zum mindesten nicht in den von mir untersuchten Individuen, ihr Geschlecht eingebüßt zu haben. Daß die Gruppe der M. Drummondii in ihrem Polymorphismus bedeutend über alle anderen Marsiliagruppen hinausragt, das empfindet jeder, der ein großes Herbar auf Marsilien durchsieht.

Hinzugefügt sei, daß auch von Nephrodium pseudo-mas Rich., das dem Studium der „Apogamy and Apospory“ besonders diente, von Miss **L. Digby** bemerkt wird: „But it is of interest to note that within the limits of a (probably) single, but highly variable species, almost all grades of apospory and apogamy, with the exception of true parthenogenesis, have been encountered“.

Am Schluß möchte ich hier noch auf einige nebenher bei Marsilien gemachte Beobachtungen eingehen, weil ihnen eine allgemeinere Bedeutung zukommt. Ich suchte mich mit Absicht nicht von neuem in die Vorgänge der Reduktionsteilung bei Marsilia zu vertiefen, weil ich fürchtete, das könnte, bei meiner Neigung zu diesen Studien, mich von meiner Hauptaufgabe abbringen. So habe ich nur so weit über Reduktionsteilung in diesem Aufsatz berichtet, als zum Verständnis der Hauptfrage notwendig war. — Besonders verlockend erschien es mir auch eine eingehende Untersuchung der Struktur der somatischen Kerne von Marsilia vorzunehmen, weil sie versprach über noch kontroverse Punkte Licht zu verbreiten. Ich entschloß mich aber, diese Untersuchung Dr. **Jules Berghs** anzuvertrauen und beschränkte meinen Bericht hier

---

1) l. c. pag. 659.

2) V. pag. 140, citiert nach **Alexander Braun**, l. c. pag. 653, Anm. 4.

3) Vergl. **Alexander Braun**, l. c. pag. 653 u. 739.

4) Proceedings of the Royal Soc. 1905, Series B, Vol. LXXVI, pag. 463.

auf einige auffällige Daten. Diese habe ich Wurzelspitzen, jungen Prothallien, Sporangienanlagen und Sporenmutterzellen abgewonnen.

Ruhende Zellen, auch wohl solche, deren Teilungsfähigkeit erlischt, weisen öfters nur noch ein einziges, meist ansehnliches Kernkörperchen in ihren Kernen auf. In den Kernen der in rascher Vermehrung begriffenen Zellen bildet das Vorhandensein von nur einem Kernkörperchen eine Ausnahme. Ein solches einziges Kernkörperchen ist dann jedenfalls sehr groß (Fig. 1 Tafel III). Meist sind aber mehr als zwei Kernkörperchen da (Fig. 2, 3 Tafel III), und man wird bald gewahr, daß in den zur Teilung sich anschickenden Kernen die Kernkörperchen sich durch Teilung vermehren (Fig. 32, 33, 34 Tafel V). Oft findet man sie in paariger Anzahl vor, doch braucht ihre Teilung nicht so übereinstimmend und gleichzeitig zu erfolgen. Namentlich ist das dann nicht der Fall, wenn die Nukleolen sich mehrfach geteilt haben und die Achtzahl überschreiten. Außer diesen Nukleolen kommt dem Kern nur ein überaus zartes Gerüstwerk zu, das sehr fein, nur schwach tingierbar ist und sehr kleine Körnchen führt. Unter Umständen, so öfters in jungen Prothallien, besonders aber in den Kernen der Zentralzelle des Archegoniums, schlägt das Fixierungsmittel den Kernsaft in Gestalt einer mehr oder weniger homogen oder feinkernigen Masse nieder, welche die Unterscheidung des Gerüstwerkes des Kerns völlig hindert. In den Kernen junger Prothallien nehmen die in den Prophasen der Teilung sich streckenden Nukleolen perlschnurförmige Gestalten an, so daß es fast den Eindruck macht, als seien sie die Chromosomen. Tatsächlich wird ihr Verhalten und ihr Aussehen dadurch veranlaßt, daß ihre Substanz sich über die Chromosomen verteilt, deren Sonderung jetzt erfolgt. Bei dieser Substanzaufnahme nimmt die Dicke der Chromosomen entsprechend zu, und es wächst ihre Tinktionsfähigkeit. Zur Zeit, wo die Differenzierung der Kernspindel beginnt, weist der Kern nur noch übereinstimmend gebaute Chromosomen auf, die fadenförmige Gestalt besitzen. Auf diesem Zustande vollziehen die Chromosomen ihre Längsspaltuug und werden in die Kernplatte eingereiht.

So führen die Marsiliakerne uns einen Fall vor, wo die tingirbare Kernsubstanz fast ausschließlich in den Nukleolen vertreten ist. Das bestärkt mich immer mehr in der Vorstellung, daß jene Substanz, die man als Chromatin in den Kernen bezeichnet hat, und aus der die Chromosomen ihren Namen schöpfen, nicht die Erbsubstanz sein kann. Ich habe dieser Ansicht bereits in der „Typischen und allotypischen Kernteilung“ Ausdruck verliehen. Nach den Erbeinheiten ist in dem

Gerüstwerk des Kernes zu suchen[1]). Sie zeichnen sich nicht, wie Marsilia lehrt, durch besondere Färbfähigkeit aus. Es ziehen sich tatsächlich in ruhenden Marsiliakernen alle stark färbbaren Stoffe auf die Nukleolen zurück. Aus ihnen verteilen sie sich in den Prophasen jedes Teilungsschrittes auf die Chromosomen, und zwar, wie ich meine, zu Ernährungszwecken.

Ähnliche Erscheinungen wie die hier geschilderten dürften bei Pteridophyten und Bryophyten noch öfters angetroffen werden. So erinnert an das Verhalten der Marsiliakerne das, was Rudolf Beer[2]) sowohl für die Sporenkerne als auch die Thalluskerne von Riccia angibt. Ihre Nukleolen sollen aus chromatischen Körnern bestehen, die sich an der Chromosomenbildung beteiligen, und von den Chromosomen abstammende chromatische Körper sammeln sich in den Telophasen wieder zum Nucleolus. Auch Atrichum undulatum soll einen aus chromatischen Partikelchen zusammengesetzten Nucleolus in den Kernen der spermatogenen Zellen aufweisen.

Lehrreich ist auch das, was sich an den Vegetationspunkten der Marsiliawurzeln und in jungen Prothallien dieser Pflanzen in Beziehung auf Zell- und Kerngröße feststellen läßt. Wurzellängsschnitte, welche die Endodermis vor einem der beiden Gefäßstrahlen streifen, legen eine Serie von Seitenwurzelanlagen frei, deren Alter mit der Entfernung vom Scheitel der Mutterzelle zunimmt. Ist der Längsschnitt der Mutterzellen rechtwinklig zu ihren Gefäßstrahlen orientiert, so bekommt man die Seitenwurzelanlagen genau in der Scheitelansicht zu sehen. Sie gehen aus der Teilung einzelner Endodermiszellen hervor[3]). Unsere Fig. 7 Tafel V stellt eine solche noch wenigzellige Anlage dar. Alle Zellen dieser Anlage sind noch gleichmäßig und dicht mit Protoplasma erfüllt. Die Scheitelzelle zeichnet sich durch bedeutende Größe und einen entsprechend größeren Kern von den Segmentzellen aus. Stellt man sich auf den Standpunkt, daß die Kerne nicht nur Träger der erblichen Eigenschaften sind, sondern auch eine bestimmte Anzahl von Erbeinheiten

---

1) Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, Bd. XLII, pag. 32.

2) On the Development of the Spores of Riccia glauca. Ann. of Bot. 1906, Vol. XX, pag. 278.

3) Vergl. C. Nägeli und H. Leitgeb, Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. zur wissensch. Bot. von Carl Nägeli, Heft IV, 1868, pag. 114 und Ph. van Tieghem et H. Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. des sc. nat. bot. 1889, 7 sér., Tome VIII, pag. 390.

(Pangenen) in ihrem Gerüstwerk einschließen[1]), so ist es klar, daß nicht mehr solche Erbeinheiten dem hier weit größeren Kern der Scheitelzelle als den wesentlich kleineren Kernen der Segmentzellen zugesprochen werden dürfen. Nun hatte ich aber gefunden, daß alle tingierbare Substanz der Marsiliakerne sich in den Nukleolen sammelt. Die übrig bleibende, nur in sehr geringer Menge vertretene Substanz des Kerngerüstes dürfte also hier wohl annähernd vollständig der Erbsubstanz zugesprochen werden. Daher ich an die Scheitelzellen der Marsilawurzeln mit der Erwartung herantrat, sie würden nicht merklich mehr Kerngerüst in ihren Kernen als die Segmentzellen aufweisen. Das scheint mir nun in der Tat der Fall zu sein und suchte ich das auch in der Figur zum Ausdruck zu bringen, die ich in allen Einzelheiten unter der Zeichenprisma ausführte, bemüht, jeden Inhaltsteil der Kerne in ihr genau wiederzugeben.

Da die Zahl der Erbeinheiten zwischen den Kernen der Scheitelzelle und der Segmente nicht verschieden angenommen werden kann, so muß der weitere Schluß lauten, daß sie nicht allein über die Größe der Kerne bestimmt. In diesem Falle läßt sich eine größere Menge von Nukleolarsubstanz in dem Scheitelzellkern konstatieren, in den Prothallienanlagen fällt ähnliches bei bedeutender Verschiedenheit der Kerngröße auf, dazu auch noch die vielfach nicht unbedeutende Färbbarkeit des Kernsaftes. Wie bedeutend die Ansammlung von Nährstoffen in den Eikernen der Coniferen ist, entgeht niemandem, der sie untersucht. Fast erstaunlich gering erscheint dann im Verhältnis der Umfang der Chromosomen in den Teilungsfiguren, die aus solchen Kernen hervorgehen. Gleiche Mengen in den Kernen anderweitig enthaltener Substanzen vorausgesetzt, wird deren Chromosomenzahl bei Individuen derselben Art über ihre Größe entscheiden und ihnen in der diploiden Generation einer Pflanze entsprechend bedeutendere Masse als in der haploiden verleihen[2]). Andererseits werden aber bei denselben Organismen beispielsweise Kerne der sezernierenden Gewebe weit größer als die der andern sein. Das bleibt also stets zu berücksichtigen, wenn die Größe der Kerne sich nicht mit den Voraussetzungen deckt, die aus der Chromosomenzahl sich ergeben. Dahin werden auch die Fälle gehören, über die neuerdings B. Němec in seiner vorläufigen Mitteilung berichtet[3]). Auch die Veränderung der Länge und Dicke der Chromosomen unter extremen Bedingungen oder der Einwirkung chemischer Agentien[1]), ist nicht unbegreiflich, wenn man erwägt, daß in die Chromosomen während ihrer Sonderung zur Zeit der Prophasen anderweitige Stoffe Aufnahme finden.

---

[1]) Vergl. hierzu meinen Aufsatz: Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, Bd. XLII, pag. 13.

[2]) Ebendort, pag. 49.

[3]) Über die Bedeutung der Chromosomenzahl, in dem Bulletin international de l'Acad. des sc. de Bohême 1906, Tome X. Sonderabzug pag. 3.

Einen, wie ich meine, überaus lehrreichen neuen Fall der Beziehung von Chromosomenzahl und Kerngröße hat der Nachweis der Zunahme der Kerndurchmesser in den diploiden Prothallien und Eiern der Marsilia Drummondii ergeben. Eine Vergrößerung der Zellkörper begleitete diese Erscheinung.

An den Teilungsfiguren der Kerne in den Prothallien zur Zeit der Eibildung konnte ich, auch bei sorgfältigst darauf verwendeter Mühe, nichts von jenen Gebilden erblicken, die Walter R. Shaw in den Mikrosporen von Marsilia vestita zu sehen bekam[2]) und als Blepharoplasten deutete. Da ich dieselben Fixierungs- und Färbungsmittel wie Walter R. Shaw in Anwendung brachte, so darf ich wohl behaupten, daß solche Blepharoplasten den Kernen der Makrosporen bei den Marsilien überhaupt abgehen. Auch in den Mikrosporen stellen sie sich, an oder neben den Spindelpolen, erst bei der Bildung der „Primärspermatozyten", d. h. Großmutterzellen, der die Spermatozoiden bildenden Spermatiden ein. — Ebensowenig als Walter R. Shaw an den Polen der ersten Kernspindeln der Mikrosporen Centrosomen beobachten konnte, von denen er die Blepharoplasten der späteren Teilungsschritte hätte ableiten können, traten mir Centrosomen bei irgend einem der zahlreichen im Prothallium der Makrosporen von Marsilia beobachteten Kernteilungen entgegen. An den großen Kernspindeln der ersten Teilungsschritte der Prothalliumanlage war außerdem unschwer festzustellen, daß ihre Fasern nach den Polen nur schwach konvergieren und dort einzeln für sich frei endigen.

In diese Arbeit haben auch einige Figuren Aufnahme gefunden, die sich auf die Bildung des Periniums an den Makrosporen der Marsilia beziehen. Die Zahl der Schnitte, welche diesen Vorgang zeigten, war zu groß, als daß er sich nicht fortdauernd meiner Aufmerksamkeit aufgedrängt hätte Meine Figuren sind nach Präparaten von Marsilia elata A. Braun entworfen. Die Periniumbildung bei Marsilia hatte mich schon im Jahre 1882 eingehend beschäftigt[3]). Ist die Makrosporentetrade angelegt und die Leistenbildung, wie ich sie zuvor (S. 148) geschildert habe, an den vier Sporen vollzogen, so schwindet die Mutterzellenwandung von der Oberfläche der Tetrade, während ihre Scheidewände und deren primär in den pyramidalen Scheiteln der Sporen angelegte Verdickungsmassen erhalten bleiben. Die eine weiter wachsende Makrospore der Tetrade wird, wie ich auch schon erwähnte, von hyaliner Flüssigkeit umhüllt, die an Masse zunehmend, schließlich zu einer mächtigen Blase anschwillt (Fig. 78, 79 Tafel VI, Fig. 80, 81 Tafel VII). Diese Blase ist nach außen von keiner besonderen Membran umgeben; sie schließt dort mit einfachem Umriß ab. Das Tapetenplasmodium liegt ihr unmittelbar an. Die absterbenden und schrumpfenden drei Sporen der Tetraden werden sehr dicht. Sie speichern Farbstoffe auf und erscheinen in den Hämatoxylinpräparaten schwarz. Man kann feststellen, daß sie nur an ihrem pyramidalen Scheitel eine Membran erhalten haben, die sich in die drei Leisten fortsetzt. Das zeigt deutlich unsere Figur 80 Tafel VII, die zu diesem Zwecke bei starker Vergrößerung hergestellt wurde. An der mit Membran versehenen Seite hat sich der schrumpfende Inhalt der absterbenden Sporen von ihr zurückgezogen. Eine gleiche Membrananlage läßt sich an der Scheitelseite der bevorzugten Spore nicht nachweisen. An ihr ist, wie unsere Figur 80 zeigt, diese Membranbildung zunächst auf die Leisten beschränkt geblieben. Der Verlauf der einen, nach vorn gerichteten Leiste ist aus dieser Figur zu ersehen. Die betreffende Makrospore hatte sich unter dem Einfluß des Fixierungsmittels an der einen Seite etwas eingestülpt. Man sieht klar, daß sie von keiner besonderen Membran umhüllt ist; sie stellt vielmehr einen nackten, in die umgebende homogene Substanz eingebetteten Protoplasten vor. Dieser ist sehr inhaltsarm. Daß der Zellkern aus dem Scheitel dieses Protoplasten etwas zur Seite rückte, stellt einen für dieses frühe Stadium ungewohnten Fall vor. Die primären Verdickungsmassen der Scheidewände zwischen den vier Sporen haben sich bisher erhalten und sind auch auf weit älteren Zuständen vorhanden.

---

[1]) Ebendort pag. 1.

[2]) Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1898, pag. 177.

[3]) Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute, pag. 123 ff.

Zunächst ist die bevorzugte Spore rund, (Fig. 77, 78, 79 Tafel VI, Fig. 81 Tafel VII), dann beginnt sie, wie E. Russow[1]) und ich[2]) es seinerzeit schon geschildert haben, in die Länge zu wachsen. Sie wird gestreckt elliptisch und nähert sich mit ihrem unteren Ende immer mehr der Peripherie der bedeutend vergrößerten Blase. Russow[3]) konnte an frisch untersuchten Objekten in der Mitte solcher Makrosporen eine schwache Depression nachweisen, die ihnen eine bisquitförmige Gestalt verlieh. Aus einem angeschnittenen Sporangium, auf das Russow einen gelinden Druck ausübte, schlüpfte die bisquitförmige Spore, meist ihre drei abortierten Schwestern mit sich nehmend, hervor. „Sorgfältige Durchsuchung des Gesamtsporangiuminhalts ließ keine Spur einer zerrissenen Membran erkennen. Die hyaline, die Spore umhüllende Flüssigkeit trat mit ihr hervor, sich ruckweise und fast momentan, im Wasser verteilend.“ Die Substanz, welche die junge Spore umgibt, hat somit nur geringe Dichte; daß sie tatsächlich von keiner besonderen Membran umgrenzt ist, haben wir gesehen.

---

[1]) Vergl. Untersuchungen etc. Mém. de l'Acad. de St. Petersbourg 1872, sér. VII, Tome XIX, pag. 54.

[2]) Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute, 1882, pag. 123 ff.

[3]) l. c. pag. 54.

Das Protoplasma der Tapete sammelt sich um die Blase und lagert ihr eine Anzahl seiner Kerne flach an. Das geschieht um die Zeit, wo die Spore selbst länglich ovale Gestalt erlangt hat. Da das Plasmodium gleichzeitig in seiner Peripherie an Dichte abnahm, so weist diese jetzt weite Kammern auf. Kurz bevor die Spore mit ihrem unteren Ende die Peripherie der Blase erreicht, fängt um letztere die Bildung des Periniums an. Zuerst wird von dem umgebenden Tapetenplasma der Blase ein zartes feinporiges Häutchen aufgelagert und diesem dann die bekannte Prismenschicht aufgesetzt. Bevor die Bildung der letzteren beginnt, verraten die Körnchen der anschließenden Plasmamasse eine Anordnung, die in der Seitenansicht als radiale Streifung, in der Flächenansicht als Netzwerk, sich zu erkennen gibt. Dieser Anordnung entspricht die Lage der nunmehr auftretenden, zu regelmäßig polygonalen, vorwiegend fünf- und sechseckigen Maschen verbundenen, senkrecht zur Blasenoberfläche orientierten Wände. Wo die Plasmodialschicht durch den Schnitt von den im Wachstum begriffenen Prismen losgetrennt wurde (Fig. 82 Tafel VII), erscheinen letztere nach außen offen und dort an den Rändern mit Körnchen besetzt. Weiter einwärts sind die Wände der Prismen körnchenfrei. Wie ich bei meinen früheren Untersuchungen schon gefunden hatte, sind die Prismen im Innern mit gallertartiger Substanz erfüllt. In dem Maße als die Prismenschicht an Höhe zunimmt (Fig. 83 Tafel VII), verringert sich die angrenzende Plasmamenge; sie wird fortschreitend in der Bildung des Periniums verbraucht. Haben die Prismen ihre endgültige Höhe erreicht, so erhalten sie einen Abschluß durch ein zusammenhängendes Häutchen. Der Rest des Plasmodiums wird nach längerer Ruhepause zur Bildung der sogenannten Gallertschicht, dem Außenperinium, verwendet, welche die Prismenschicht umhüllt. Auf die weiteren Veränderungen, welche die Prismenschicht während der Sporenreifung erfährt, gehe ich hier nicht ein und verweise hierfür auf meine älteren Schilderungen[1]). Ebenso wäre dort zu vergleichen, in welcher Weise sich die Prismenschicht am oberen Ende der Spore auskeilt und wie umgekehrt dort die Bildung der Gallertschicht gefördert wird und eine Art Kragen herstellt, der den Trichter umgibt, der zum Sporenscheitel führt.

Während der Herstellung der Prismenschicht wird der Protoplast der Spore, nachdem er das untere Ende der Blase erreicht hat, mit einer Membran umhüllt. Es ist das Exinium, dessen Bildung an der Spore, nach Anlage der Leisten, unterbrochen wurde. Vielfach zeigen mir meine Präparate die zunächst noch sehr dünne Haut von dem Inhalt abgehoben, der seinerseits, auch noch wenig mächtig, einen Wandbelag bildet, in dem sich Leukoplasten und bereits kleine Anlagen von Stärkekörnern unterscheiden lassen. Um diese Zeit schlagen die Reagentien merkliche Inhaltsmassen in dem die Spore umgebenden Hohlraum nieder. Diese feinkörnigen flockigen Massen färben sich nur schwach. Der Inhalt der Blase ist augenscheinlich dichter geworden, vielfach hat er sich jetzt bei seiner Fixierung etwas zusammengezogen und ist von der Prismenschicht zurückgetreten. Allem Anschein nach werden durch die in Bildung begriffene Prismenschicht hindurch jetzt Nährstoffe dem Protoplasten der Spore zugeführt. Sie können schlechterdings nur dem Tapetenplasma entstammen. Bevor das Exinium bei weiterer Größenzunahme des Sporenkörpers das Perinium erreicht, hat es wesentlich an Dicke zugenommen und erscheint in meinen Hämatoxylinpräparaten grau, in meinen Dreifarbenpräparaten violett gefärbt. Es lagert sich schließlich in seiner ganzen Ausdehnung dem Perinium an.

Auch in den Mikrosporenmutterzellen der Marsilien wird nach vollzogener Tetradenbildung eine primäre Verdickung der Scheidewände in den pyramidalen Sporenscheiteln vollzogen. Auch hier bleiben Spalten in der Verdickungsmasse ausgespart, welche den Kanten der Pyramiden entsprechen, und diesen Spalten entsprechend werden drei Membranleisten angelegt, die zu dem verlängerten „Stachelspitzchen" sich vereinigen. Durch ihre Färbung fallen diese Leisten als frühzeitiges Erzeugnis auf. Zum Unterschied von den Makrosportetraden folgt ihrer Bildung sofort die Anlage des Exiniums um den gesamten Plasmaleib der Mikrosporen. Hierauf löst sich um diese Sporen nicht allein die äußere Mutterzellwand, sondern auch die Scheidewände mit ihren primären Verdickungsmassen. Das führt zur raschen Trennung dieser Sporen. Das Vorhandensein der „Stachelspitzchen" verhindert somit

---

1) Alte Arbeit vom Jahre 1882, pag. 130 und die spätere von 1889, pag. 32 ff.

diese Trennung nicht. Auch die jungen Mikrosporen werden hierauf in Flüssigkeitsblasen versenkt, die aber nur geringe Ausdehnung erreichen. Das Tapetenplasma umhüllt die Blasen mit einer Prismenschicht, welche denselben Bau wie an den Makrosporen besitzt, doch weit geringere Dimensionen aufweist. Für alles andere möchte ich dann auch hier auf meine früheren Angaben verweisen.

Ich habe diese Untersuchungen, die meine älteren zum Teil bestätigen, zum Teil erweitern, nicht übergehen wollen, weil sie zu Vergleichen mit neuen an anderen Objekten kürzlich gewonnenen Tatsachen auffordern. Hans Fitting[1]) fand, daß auch in jungen Makrosporen von Isoëtes und Selaginella auf gewissen Entwicklungszuständen der Protoplast als relativ kleines Gebilde in einem größeren Raume liegt. Diese Erscheinung ist dort, wie der Vergleich alsbald zeigt, an andere Bedingungen als bei Marsilia geknüpft, wodurch aber die vorhandenen Übereinstimmungen noch auffälliger werden.

Nach Hans Fitting[2]) umgeben sich die vier Makrosporen von Isoëtes gleich nach ihrer Anlage in der Mutterzelle mit einer dünnen Haut. Hans Fitting bezeichnet diese Haut als Spezialmutterzellwand, doch gelegentlich auch schon als Spezialwand, die Sporenanlagen als Spezialmutterzellen. Einschaltend möchte ich bemerken, daß es wohl gut wäre, die Bezeichnungen Spezialmutterzelle und Spezialmutterzellmembran ganz aufzugeben, da es sich in den erzeugten Zellen um Enkel- und nicht um Mutterzellen handelt. Auch eine Entstehung neuer Zellen, wie man das früher annahm und als Vollzellbildung unterschied, liegt bei dieser Erscheinung nicht vor, vielmehr nur die Anlage einer Verdickungsschicht der Membran, die bestimmt ist, sich von den früheren loszutrennen. Will man der Selbständigkeit, welche die „Spezialmutterzellmembran“ vielfach erlangt, Rechnung tragen, so könnte man sie immerhin, im Anschluß an ihren alten Namen, so wie es Hans Fitting manchmal auch schon tut, Spezialmembran nennen. Also mit solchen Spezialmembranen umhüllen sich die Makrosporen von Isoëtes gleich nach ihrer Entstehung und verdicken sie allseits ziemlich gleichmäßig, ausgenommen am Sporenscheitel und den Scheitelkanten. Plasmaleisten füllen die so entstandenen Einkerbungen aus. Hat die Spezialmembran eine bestimmte Dicke erreicht, so weist sie Vorwölbungen auf, denen entsprechende Unebenheiten am Protoplast entsprechen. Letztere stellen annähernd das Negativ der Verzierungen dar, welche die reifen Sporen bei jeder Art später charakterisieren[1]. Die innerste Lamelle der Spezialmembran beginnt sich hierauf durch stärkere Brechbarkeit und geringere Quellbarkeit auszuzeichnen und nimmt rasch an Dicke zu. Sie wird von Fitting als Exospor bezeichnet. Diese Sporenhaut differenziert sich hierauf in drei Lamellen, deren mittelste weniger dicht ist. Hierauf folgt nach Fitting vom Plasma aus die Bildung einer neuen Haut, die er Mesospor nennt. Ihr soll noch die Anlage einer neuen Hautlamelle außerhalb des Exospors vorausgehen und letzteres als überall gleich dicke Membran überziehen. In ihr werden Leisten, die ein regelmäßiges Netzwerk darstellen, ausgebildet. Sie nehmen an Dicke und und Länge so lange zu, bis sie in ihrer Gestalt vollständig den Leisten des Perispors der reifen Spore ähnlich geworden sind. Während ihrer ganzen Ausgestaltung ist diese Haut von den Spezialmembranen bedeckt, so daß man nicht annehmen kann, sie sei von dem umgebenden Plasma ausgeschieden worden[2]. Hans Fitting diskutiert die verschiedenen Möglichkeiten der Entstehung dieser nachträglich eingeschalteten Haut und hält es als das wahrscheinlichste, daß sie aus einer Lamelle der Spezialwand entsteht. Aus diesem Grunde möchte sie Hans Fitting Perispor nennen[3]. Ich selbst habe die mit Perispor sich deckende Bezeichnung Perinium im Jahre 1882[4] für Häute vorgeschlagen, die den Membranen eines gegebenen Protoplasten von einer anderen Plasmamasse aufgesetzt werden. Hans Fitting möchte nun die letzteren Gebilde Episporien nennen. Ich überlegte mir seinerzeit[5], ob Exinium oder Epinium in solchem Falle besser sei, und entschied für ersteres. Auch wollte ich nicht die Endigung auf „Spor“ benutzen, um die gleichmäßige Anwendung der Namen auf Sporen und Pollenhäute zu erleichtern. Wissen wir auch — und zwar heute noch sicherer als damals — daß Sporen- und Pollenkörner homolog sind, so müßte doch auch jetzt noch, wenn von Exospor oder dergleichen bei Pollenkörnern die Rede wäre, eine Erläuterung oft hinzugefügt werden, um jedem Mißverständnis vorzubeugen. Daher ich auch in diesem Aufsatz, wie früher mit Exinium und den anderen entsprechend gebildeten Namen operierte. Auch habe ich die Bezeichnung Perinium

---

[1]) Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Ztg. 1900, I. Abteil., pag. 107 und zwei Jahre später Paul Denke, Sporenentwicklung bei Selaginella. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1902, Bd. XII, pag. 182.

[2]) l. c. pag. 125.

---

1) l. c. pag. 126.
2) l. c. pag. 129.
3) l. c. pag. 130.
4) Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute, pag. 135.
5) Ebendort.

im alten Sinne angewandt, da ich keinen Grund sehe sie aufzugeben. An sich wäre Perinium oder Epinium gleich gut, da aber Perinium älter ist und auch ziemliche Verbreitung fand, so halte ich an ihm fest. Der Ursprung meines Periniums ist außerdem seit 1882 sichergestellt, während Hans Fitting für die Entstehung seines neuen Periniums verschiedene Möglichkeiten erörtert. Da mag es zunächst näher liegen, diese Haut, die nach Hans Fitting mit Wahrscheinlichkeit außerhalb einer schon vorhandenen Haut aus einer Lamelle der Spezialmembran entsteht, als Episporium, oder wie ich auch hier lieber sagen würde, als Epinium zu bezeichnen. — Bemerkt sei hierbei, daß auch für jene Haut, die von H. Leitgeb[1]) als Perinium an Lebermoossporen bezeichnet wurde, und die ihrem Ursprung nach dem Hans Fittingschen Perispor an den Makrosporen von Isoëtes zu entsprechen scheint, noch unentschieden ist, ob sie erst nachträglich außerhalb des Exospors aus der Spezialmembran entstehe. Auch Rudolf Beer, der ganz neuerdings die Entwicklung der Sporen von Riccia glauca verfolgte, vermochte über diesen Punkt nicht ins klare zu kommen[2]).

Bei weiterem Wachstum heben sich die Sporenhäute von einander ab und weiterhin das Mesospor auch vom Protoplasten[3]). Das Flächen- und Dickenwachstum der Membranen bleibt sehr beträchtlich, nachdem sie sich vom Protoplasten losgelöst haben. Die Räume zwischen den Häuten und so auch zwischen dem Mesospor und den Protoplasten sind, wie sich annehmen läßt, mit Flüssigkeit erfüllt. Unter dem Einfluß der fixierenden Mittel bilden sich dort Gerinnsel, die, dem Anschein nach, Pektinreaktion geben. Hierauf wächst der Protoplast und legt sich an das Mesospor wieder an, und auch letzteres wird dem Exospor angeschmiegt. Währenddem schwinden allmählich die Gerinnsel der Hohlräume in den Präparaten. Nachdem die Sporen ihre definitive Größe erlangt haben, erfolgt die Bildung einer neuen aus reiner Zellulose bestehenden innersten Haut, die Hans Fitting als Endospor bezeichnet. Die Tapetenzellen verlieren ihren reichen protoplasmatischen Inhalt, nachdem sich in den Sporen der Protoplast wieder ausgedehnt hat. Nun treten zahlreiche Stärkekörner in ihnen auf, die nach Anlage des Endospors mit den letzten Plasmaresten vollständig verschwinden.

---

[1]) Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute, 1884, pag. 45. Ich selbst, l. c. Histol. Beitr. 1889, Heft II, pag. 106, ließ diese Haut vom Protoplasten aus der Spezialmembran apponieren.

[2]) On the Development of the Spores of Riccia glauca. Ann. of Botany 1906, Vol. XX, pag. 281.

[3]) l. c. pag. 132, 133.

Die Makrosporen von Selaginella umgeben sich nach Hans Fitting[1]) gleich nach ihrer Anlage mit einer sehr dünnen Spezialmembran, die an den Scheidewänden, welche die Sporen trennen, meist so dünn ist, daß sich letztere fast zu berühren scheinen. Nun entsteht das Exospor[2]), auf welches, nachdem es sich etwas verdickt hat, das Mesospor folgt. Das Exospor ist bei Selaginella spinulosa schon vor Anlage des Mesospors außen fein gezähnelt. Weiterhin heben sich die beiden Häute von einander und vom Protoplasten ab. Die entstandenen Hohlräume vergrößern sich während des Wachstums der Spore, und wie bei Isoëtes lassen sich Gerinnsel in ihnen nachweisen. Solche Gerinnsel sind auch im Hohlraum des Sporangiums zu sehen. Die Tapetenzellen, die das Sporangium auskleiden, bleiben, wie bei Isoëtes, erhalten, bis die Sporen fast ihre endgiltige Größe erreicht haben. Dann verlieren sie ihren plasmatischen Inhalt und schrumpfen. In Sporangien, welche Sporen mit abgehobenen Sporenhäuten enthalten, sind die Tapetenzellen von einer homogenen Schicht überzogen, die viele sterile Mutterzellen umschließt[3]). Während des Wachstums der Sporen nehmen auch die Spezialmembranen, wohl durch Intussusception, noch beträchtlich an Masse zu. Entsprechend vergrößern sich die anderen Häute, so daß für Selaginella es ebenso wie für Isoëtes gilt, daß mehrere Membranen von ganz verschiedener chemischer Beschaffenheit gleichzeitig beträchtlich an Dicke und Ausdehnung zunehmen, während sie vom Plasmakörper getrennt sind. Die Verzierungen des Exospors, deren erste Spur sich schon zu Beginn der Abhebung der Häute zeigte, werden während ihres Wachstums immer stärker ausgebildet. Das ist aber so nur bei einem Teil der Arten, während bei Selaginella Galeottii ihre Anlage erst erfolgt, wenn die Sporenhäute vom Protoplasten abstehen. Weiterhin wird um das Exospor eine mit Netzleisten versehene Haut sichtbar, die Hans Fitting, wie bei Isoëtes, von einer Lamelle der Spezialmembran ableiten und Perispor nennen möchte. Dann spielen sich ähnliche Vorgänge im Innern der Spore ab wie bei Isoëtes, und erscheint die Spore von ihrem Protoplasten schließlich ausgefüllt. Dabei schwinden die Gerinnsel aus den Hohlräumen der Spore, so auch die Spezialmembranen und der in der Sporangienhöhlung enthaltene Schleim; die entleerten Tapetenzellen werden

---

1) l. c. pag. 144.

2) Hier wo ich referiere, ziehe ich es vor die von Fitting benutzten Bezeichnungen anzuwenden.

3) l. c. pag. 148.

von den wachsenden Sporen schließlich vollständig zerdrückt. Die Sporen bilden endlich zu innerst auch das aus Zellulose bestehende Endospor.

Auf die Hans Fittingsche Veröffentlichung folgten für Selaginella die von Florence May Lyon[1]) und von Paul Denke[2]). Die Bilder bei Florence May Lyon zeigen die von Hans Fitting geschilderten Erscheinungen, Paul Denke bestätigte alle die hier für mich in Betracht kommenden Angaben der Fittingschen Untersuchung. Aus dieser geht aber als Ergebnis von allgemeiner Tragweite hervor, daß pflanzliche Zellhäute ohne Kontakt mit den Protoplasten wachsen und spezifische Strukturen ausbilden können.

Hans Fitting weist auch darauf hin[3]), daß eine Anzahl meiner seinerzeit für Pollenkörner veröffentlichten Bilder sich sehr wohl mit dem bei Isoëtes und Selaginella gewonnenen Ergebnissen in Einklang bringen ließe und daß Pollenkörner somit auf gewissen Entwicklungszuständen ihren Protoplasten ebenfalls getrennt von den Pollenhäuten zeigen können. — Das verfolgt nun im einzelnen neuerdings Rudolf Beer[4]) bei den Pollenkörnern von Onagraceen, wobei er seinerseits auf die Übereinstimmungen mit Fittings Befunden hinweist. Das wird bereits auch von Fitting in dem Referate über die Beersche Arbeit als die Bestätigung seiner Vermutung hervorgehoben[5]).

Die Erscheinung bei Pollenkörnern ist bei weitem nicht so auffällig wie bei Isoëtes und Selaginella, und so konnte sehr wohl, da ich, um Membranquellungen zu vermeiden, mit Alkoholmaterial arbeitete, das Verhalten der Protoplasten als eine durch Alkohol verursachte Kontraktion gelten. Von meiner Vorstellung, daß die Membran, um wachsen zu können, mit einem Protoplasten in Verbindung stehen müsse, brauchte mich Marsilia nicht abzubringen, da bei ihr das Perinium in Kontakt mit der Plasmodialtapete entsteht. Anders nun in den extremen Fällen von Isoëtes und Selaginella, welche tatsächlich eine Modifikation gewisser Ansichten über das Membranwachstum, zu denen ich gelangt war, verlangen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Stoffe für das Membranwachstum hier durch die Tapetenzellen geliefert werden und zwar auf Entfernung, da die Protoplasten dieser Tapetenzellen innerhalb ihrer Membranhüllen an der Sporangiumwandung verharren. Die wachsenden Sporenhäute von Isoëtes und Selaginella müssen somit, allem Anschein nach, ihre Nährstoffe aus Lösungen schöpfen, was sie nicht verhindert kunstvolle, spezifische Struktur an ihren Exinium auszubilden.

---

[1]) A study of the Sporangia and Gametophytes of Selaginella apus and Selaginella rupestris. Bot. Gazette 1901, Vol. XXXII, pag. 124.

[2]) Sporenentwicklung bei Selaginella. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1902, Bd. XII, pag. 182.

[3]) l. c. pag. 137.

[4]) On the Development of the Pollen grain and anther of some Onagraceae. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1906, Bd. XIX. Erste Abteil., pag. 295.

[5]) Bot. Ztg. 1906, II. Abteil., pag. 279.

Darauf, daß das Exinium der Makrosporen von Selaginella ohne Kontakt mit Protoplasma noch weiter wächst, hatte bereits Ernst Heinzen[1]) in einer sonst freilich wenig zutreffenden Arbeit hingewiesen. Die Bedeutung des ganzen Verhaltens wurde aber erst durch Hans Fitting erkannt.

Daß es, um das Intussuszeptionswachstum befriedigend zu erklären, in solchen Fällen, wie sie durch Isoëtes und Selaginella uns dargeboten werden, kaum zulässig erscheint, meine Vorstellung[2]) von einem fortgesetzten Einwandern von Cytoplasma anzuwenden, um weiter annehmen zu können, daß sich dieses innerhalb der wachsenden Membran in Membranstoff verwandle, ist nach den Feststellungen von Hans Fitting klar.

So meint denn Hans Fitting[3]), es bliebe für die in Betracht kommenden Fälle nur die Möglichkeit offen, daß die jugendlichen Sporenhäute „selbständig neue Substanzteile einzulagern, also selbständig zu wachsen im Stande sind“.

Verschiedene Tatsachen sprechen andererseits auch dafür, daß die Stoffe, welche das Membranwachstum besorgen, nicht schon als solche in die Membranen eindringen, so beispielsweise nicht die Stoffe, welche die Kutinisierung einer Membran bedingen. Solche Erscheinungen waren es im besonderen auch, die mich seinerzeit zur Annahme einer Einwanderung von Hyaloplasma in wachsende Zellhäute bestimmten.

Am leichtesten, würden die Probleme des Membranwachstums, deren richtigere Formulierung wir dem Studium der Isoëtes- und Selaginellasporen verdanken, sich lösen lassen, könnten wir die Membranen mit Julius Wiesner[4]) als Gebilde gelten lassen, die lebendes Protoplasma an sich schon führen. Doch gegen diese Auffassung, sofern die Plasmodesmen, welche Membranen durchsetzen, außer Spiel gelassen werden, bestehen zurzeit so wichtige Bedenken, daß wir mit ihnen nicht operieren dürfen[1]. „So würde denn“, meint Hans Fitting[2], „nichts anderes übrig bleiben, als der Membran als solcher Lebensfunktionen in höherem Maße als es heute üblich ..... zuzuschreiben“. Einen solchen Gedanken mir anzueignen, würde mir sehr schwer werden. Denn, ich frage mich, wie sollte man sich bei einer solchen Annahme, die Übertragung der spezifischen Strukturen, wie sie beispielsweise gerade auch die in Betracht kommenden Exinen aufweisen, von den Eltern auf die Nachkommen vorstellen. Als Träger erblicher Eigenschaften kann uns doch, nach dem jetzigen Stand unseres Wissens, nur das Protoplasma gelten. Daher ich es zurzeit lieber noch mit einem anderen Gedanken versuchen möchte. Ich halte daran fest, zum mindesten ist mir bisher kein entgegengesetzter Fall bekannt, daß die Anlage einer vegetabilischen Membrane stets in Kontakt mit dem Protoplasma und unter dessen bestimmendem Einfluß erfolgt. Ist aber eine Membran erst angelegt, so müßte sie, auch wenn besondere Strukturen erst später in ihr sichtbar werden, einen solchen Bau schon besitzen, daß das Intussuszeptionswachstum, die ihr zukommenden Strukturen auszugestalten genötigt sei. Es könnten ihr zudem, so lange sie wächst oder sonst sich verändert, auch ohne Berührung mit dem lebenden Protoplasma, aus der Umgebung Stoffe zugeführt werden, die ihr chemisches Verhalten bestimmen. Darunter könnten eventuell auch Fermente vertreten sein, und die Membran diese Stoffe aufspeichern, so wie sie es mit Farbstoffen bei künstlichen Tinktionen tut.

---

[1]) Die Makrosporen und das weibliche Prothallium von Selaginella. Flora 1894, Bd. LXXVIII, pag. 488.

[2]) l. c. Histol. Beitr. 1889, Heft II, pag. 172 und Die pflanzlichen Zellhäute, Jahrb. f. wissensch. Bot. 1898, Bd. XXXI, pag. 559.

[3]) l. c. pag. 153.

[4]) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsbericht der Wiener Akademie 1886, Bd. XCIII, I. Abteil., pag. 17; Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, 1892, pag. 143 ff.

Auch in den Fittingschen Objekten entsteht keine Membran, von der sich behaupten ließe, daß ihr Ursprung ohne alle Beziehung zum Protoplasma stehe. Hans Fitting sah[3] an den jüngsten Makrosporen von Isoëtes, noch vor Anlage des Exospors, den die Spezialmembran berührenden Protoplasten Strukturen der Oberfläche verraten, die dem Bau der erst weit später außerhalb des Exospors und Mesospors sich sondernden Haut entsprechen. Die Spezialmembran, aus deren innersten Lamellen Hans Fitting diese Haut hervorgehen läßt, zeigte damals schon entsprechend vorgewölbte Verdickung. Die später zur Ausbildung gelangende Struktur war also wohl in der Anlage an der Spezialmembran schon da, als sie von Protoplasten durch die nach-

---

1) Vergl. im besonderen C. Correns, Über die vegetabilische Zellmembran. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1894, Bd. XXVI, pag. 587.

2) l. c. pag. 155.

3) l. c. pag. 125, 126.

folgenden Wände getrennt wurde. — Ebenso[1]) sind die Verzierungen des Exospors an den Makrosporen von Selaginella helvetica, S. Martensii und S. spinulosa schon vorhanden, wenn die Abhebung der Häute beginnt, und interessant genug, bei S. Galeottii, die sich doch kaum prinzipiell verschieden verhalten dürfte, werden sie erst unterscheidbar, wenn sich das Exospor vom Mesospor und dieses vom Protoplasten entfernt hat. Die vorsorgliche Vorbereitung später sichtbar werdender oder bedeutende Verstärkung erfahrender Strukturen an den Sporen von Isoëtes und Selaginella, dürfte unmittelbar mit dem Umstande zusammenhängen, daß die Tapetenprotoplasten an ihrem Ursprungsort verharren ohne ein Plasmodium zu bilden. Da wird die ganze Ernährung der ersten Anlagen auf Entfernung hin besorgt. Dieses Verfahren bildet aber eine Ausnahme, die Bildung von Plasmodialtapeten, welche zwischen die Sporen- und Pollenanlagen einwandern, die Regel. Dann sehen wir das Protoplasma oft deutlich in Kontakt mit den Orten der Membranstrukturierung. Dann braucht die Membran mit ihrer Strukturanlage auch nicht vorgebildet zu sein. Solche Vorgänge, wie sie bei der Anlage und dem Wachstum des Periniums an den Sporen von Marsilia sich abspielen, sind in dieser Beziehung besonders lehrreich und dürften auch zur Beleuchtung schwieriger zu deutender Fälle dienen.

Auf Grund der neuen Gesichtspunkte, die sich aus dem Studium der Isoëtes- und Selaginella-Sporen ergeben haben, kann man nunmehr wohl allgmein annehmen, daß soweit als Sporenentwicklung sich innerhalb einer Tapete vollzieht, die Ernährung der Sporen ganz vornehmlich dieser zufällt. Zunächst erreichen die von ihr gelieferten Stoffe die Sporenhäute und werden von ihnen beansprucht. So lange das anhält, ist der Sporeninhalt im Nachteil und bleibt hinter der Entwicklung seiner Häute zurück. Erst wenn die Sporenhaut fertig gestellt ist, absorbiert sie die Tapetenstoffe nicht mehr und läßt sie hindurchgehen, so daß sie zum Protoplasten gelangen. Das führt uns wieder in besonders deutlicher Weise die Makrospore von Marsilia vor, doch fast nicht minder schön zeigen es uns auch die Makrosporen von Isoëtes und Selaginella. Die Erscheinung wird weniger auffällig, wenn die Spore keine bedeutenden Dimensionen anstrebt, der Unterschied zwischen der endlichen Größe ihres Protoplasten nach Fertigstellung der Haut, und jener, die er zu Beginn ihres Wachstums aufweist, weniger extrem ist. Daher im allgemeinen die Erscheinung eines in einer weiteren Hülle eingeschlossenen Protoplasten sich für die Mikrosporen weniger bemerkbar machen wird als für die zugehörigen Makrosporen.

---

1) l. c. pag. 149.

# Figuren-Erklärung.

Sämtliche Figuren nach Mikrotomschnitten. Fixierung mit Chromosmiumessigsäure, in einigen Fällen mit Zinkchlorideisessigalkohol. Färbung mit Safranin-Gentiana-Orange oder Eisenhämatoxylin.

## Tafel III.

### Fig. 1—7 Marsilia Nardu.

Fig. 1—4. Kerne aus der Wurzelspitze. Mutterwurzel, Längsschnitt. Vergr. 1600.

Fig. 5. Kernplatte in Polansicht aus einem Querschnitt der Mutterwurzel. Vergr. 1600.

Fig. 6. Kernplatte in Polansicht, aus der Anlage einer Seitenwurzel. Vergr. 1600.

Fig. 7. Vollständige Scheitelansicht einer Seitenwurzelanlage im Perizykel einer Mutterwurzel. Vergr. 1600.

### Fig. 8—42 M. Drummondii.

Fig. 8. Plasmaansammlung mit Kern, im Scheitel der Makrospore vor der ersten Teilung. Vergr. 400.

Fig. 9. Prothalliumanlage in peripherischer Seitenansicht. Hüllzellen. Längsschnitt. Vergr. 400.

Fig. 10. Ein ruhender Kern aus 9. Vergr. 1600.

Fig. 11a u. 11b. Die Kernspindel in der rechts gelegenen Zelle von 9 in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten. Vergr. 1600.

Fig. 12. Die Kernspindel aus der mittleren Zelle von 9 in schräger Ansicht. Vergr. 1600.

Fig. 13. Medianer Längsschnitt einer Prothalliumanlage. Teilungsschritt für Anlage der Halskanalzelle. Vergr. 400.

Fig. 14. Ebensolcher Längsschnitt nach Anlage der Halskanalzelle. Vergr. 400.

Fig. 15a. Ebensolcher Längsschnitt, Kernspindel für Anlage der Bauchkanalzelle. Vergr. 400. In 15b die Kernspindel aus 15a 1600mal vergrößert.

Fig. 16. Ebensolcher Längsschnitt nach Anlage einer zweiten Kanalzelle. Vergr. 400.

Fig. 17. Reifes Archegonium. Eine Hals- und eine Bauchkanalzelle. Die Scheidewand über dem Ei in der Mitte verquollen. Vergr. 400.

Fig. 18. Derselbe Zustand wie in 17. Vergr. 400.

## Tafel IV.

Fig. 19. Ebensolcher Zustand. Das Ei ist mit der Bauchkanalzelle durch eine Plasmabrücke verbunden. Vergr. 400.

Fig. 20. Querschnitt durch ein Prothallium mit reifem Ei. Vergr. 400.

Fig. 21. Ein Eikern in den ersten Stadien der Prophase. Vergr. 1600.

Fig. 22. Ein Eikern in dem nächst folgenden Zustand. Vergr. 1600.

Fig. 23 u. 24. Abnorme Wucherung der Basalzellen des Prothalliums. Vergr. 400.

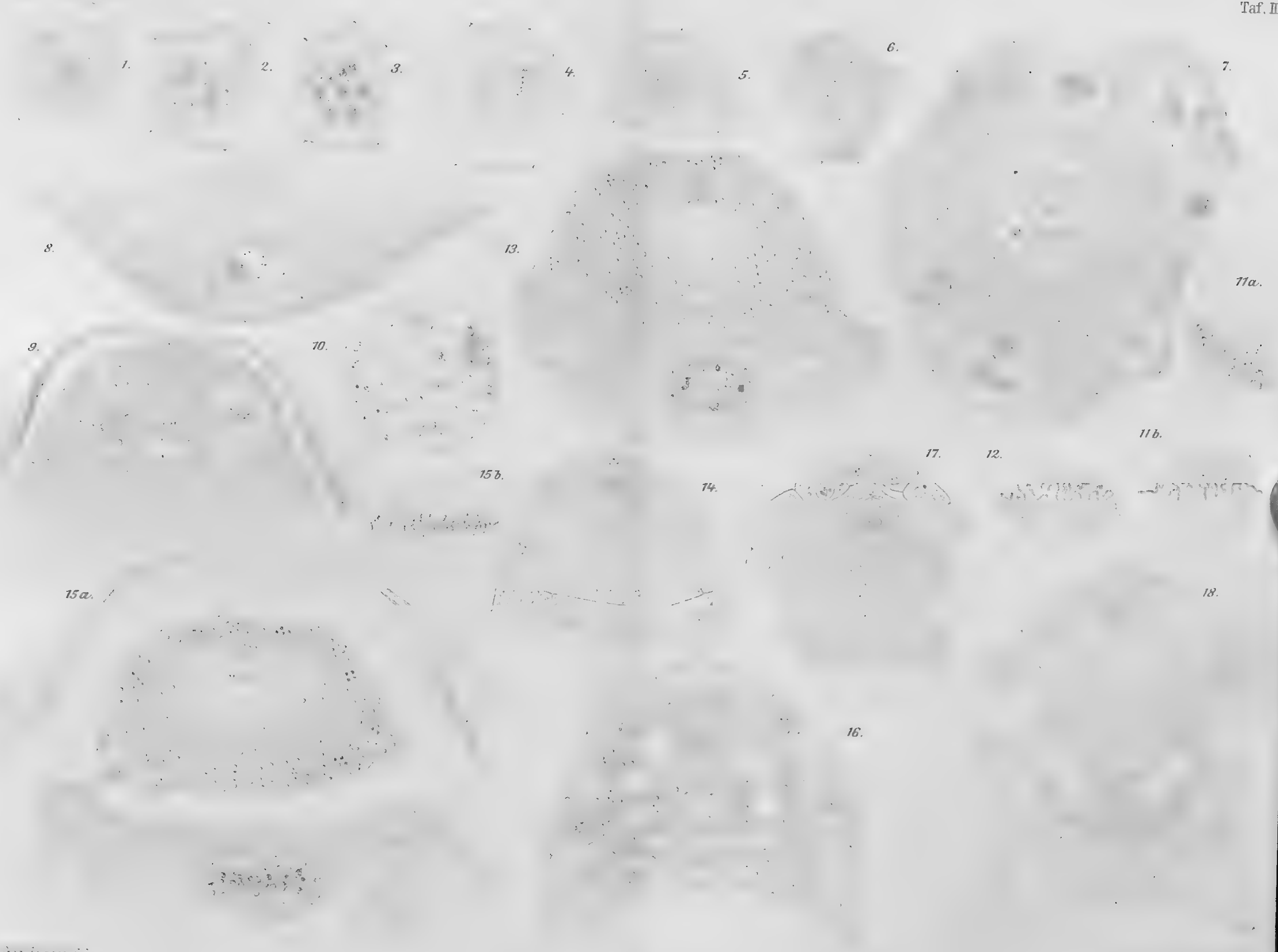
Fig. 25. Querschnitt durch das Prothallium. Die erste Zweiteilung des Eies vollendet. Vergr. 400.

Fig. 26. Eine Keimanlage in etwa 12zelligem Zustande. Vergr. 400.

Fig. 27. Eine Keimanlage in 16zelligem Zustande. Vergr. 400.

Fig. 28. Ein Teil von 27, mit einem Kern in Prophase und dem andern im Spindelzustand. Vergr. 1600.

Fig. 29 u. 30. Kerne aus 27 in Prophase. Vergr. 1600.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
13.
11a.
9.
10.
15b.
14.
17.
12.
11b.
15a.
18.
16.

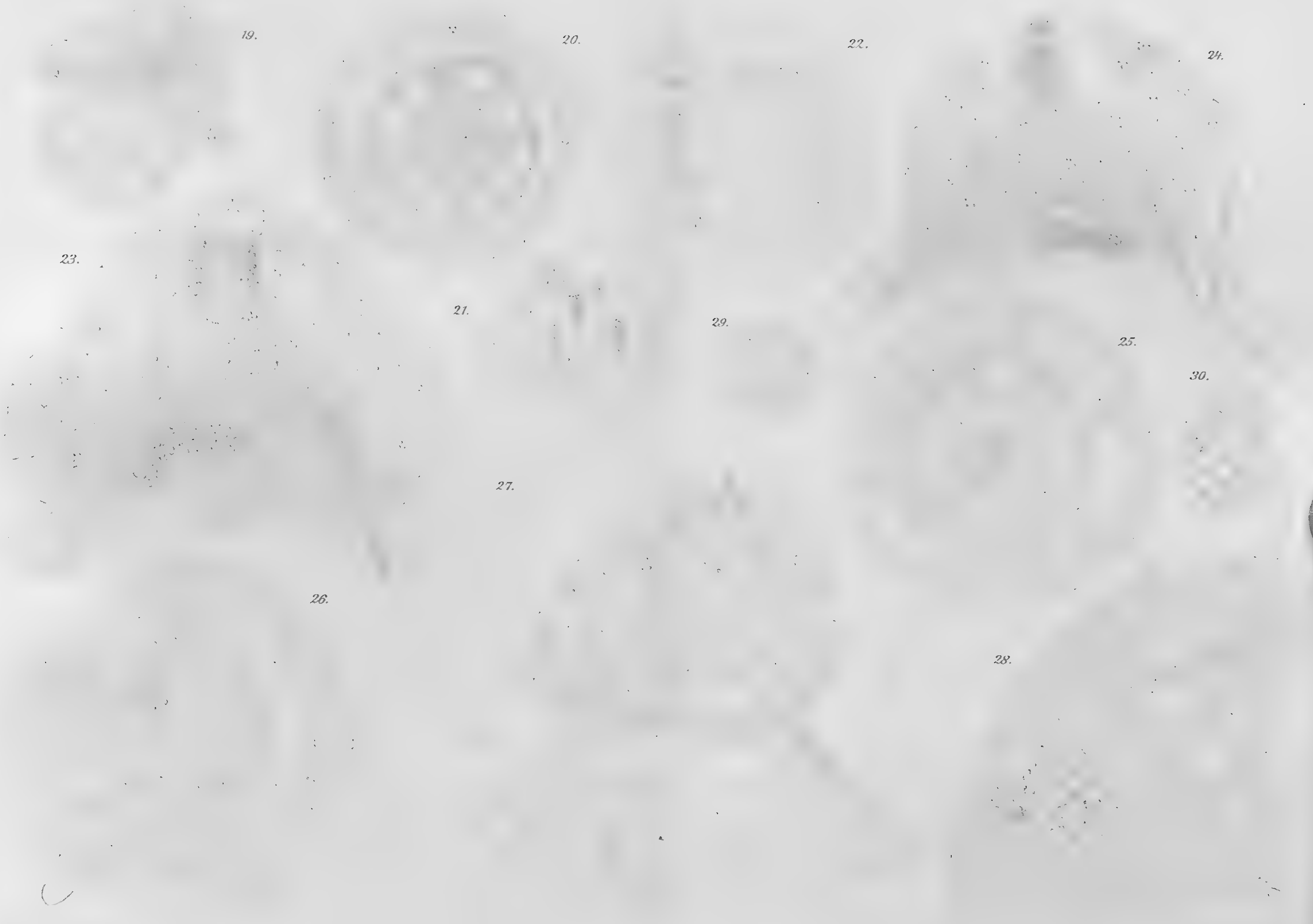
E. Strasburger del.

E. Laue lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Flora, Jahrg. 1907, Band 97.

Taf. IV


19.
20.
22.
24.
23.
21.
29.
25.
30.
27.
26.
28.

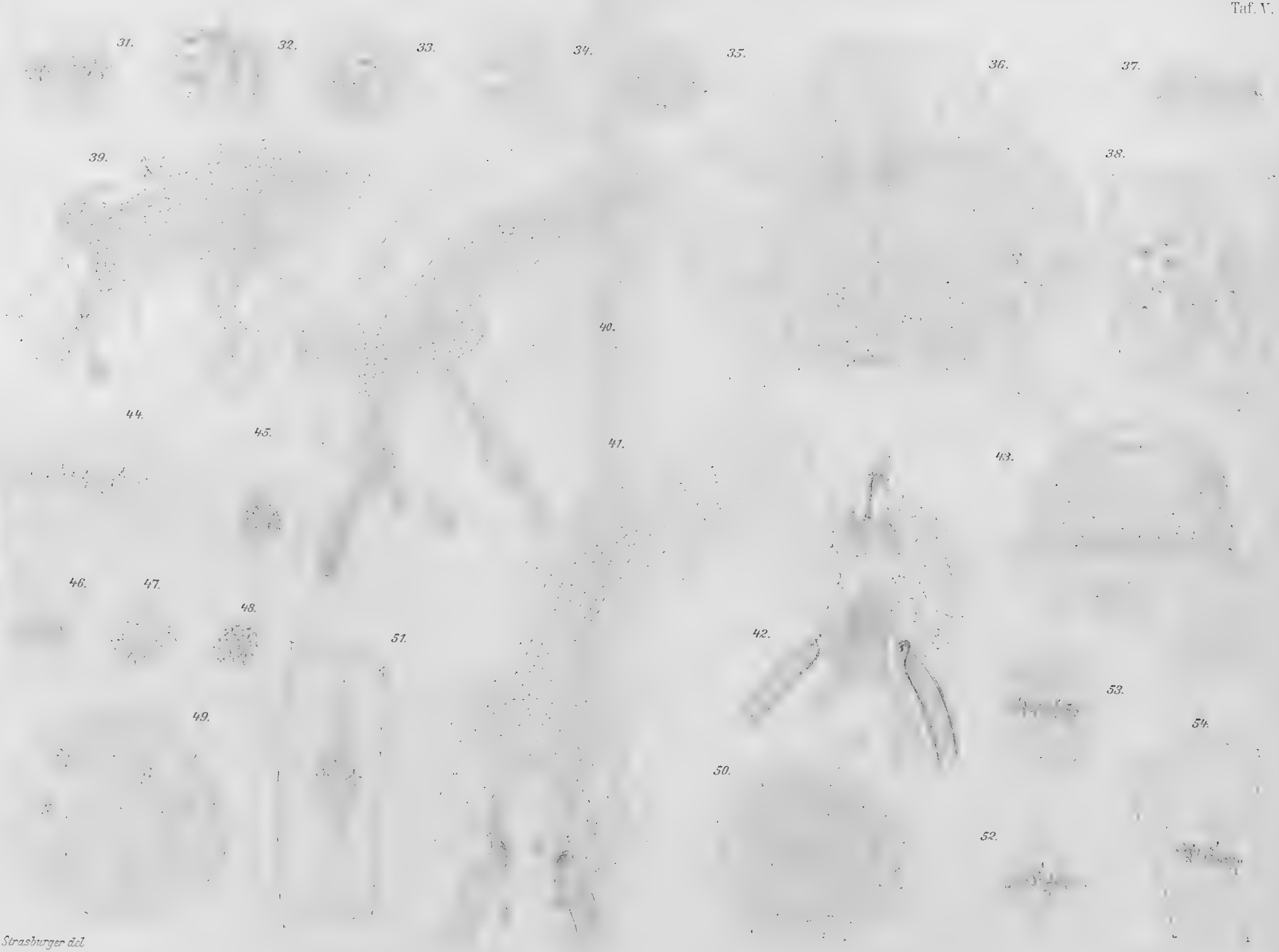
F. Strasburger del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Flora, Jahrg. 1907, Band 97.

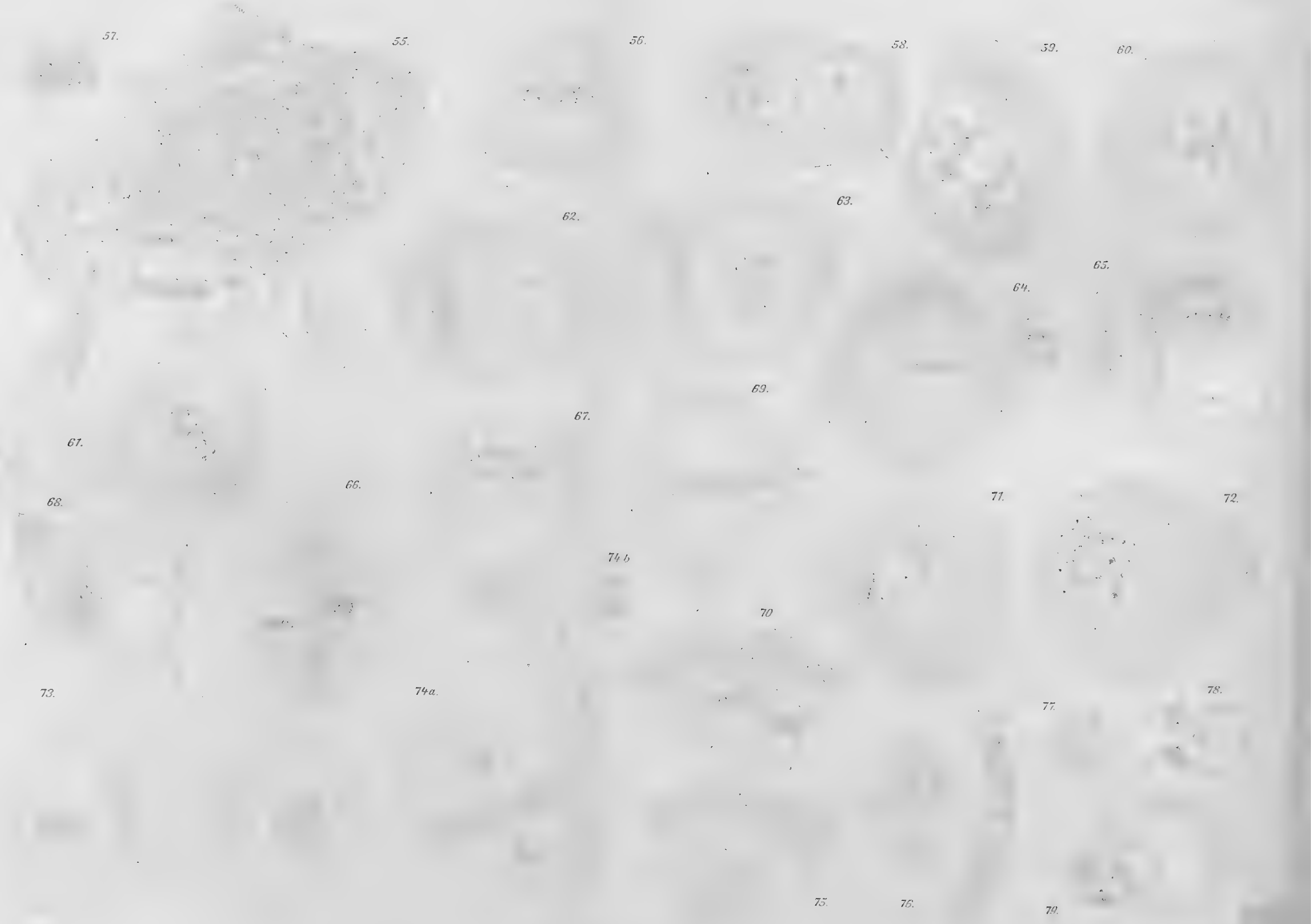
Taf. V.


31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
40.
41.
42.
43.
44.
45.
46.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53.
54.

E. Strasburger del.

E. Laue Lith. Inst. Berlin

Verlag von Gustav Fischer in Jena.


57.
55.
56.
58.
59.
60.
62.
63.
65.
64.
69.
67.
61.
66.
68.
71.
72.
74 b
70
73.
74a.
78.
77.
75.
76.
79.

E. Strasburger del.

[illegible] Lith. Inst. Berl.

Gustav [illegible]

### Tafel V.

Fig. 31. Dieselbe Kernspindel wie in 28 im nächstfolgenden Schnitt. Vergr. 1600.

Fig. 32, 33 u. 34. Kerne in Prophase aus einer fortgeschritteneren Keimanlage. Vergr. 1600.

Fig. 35. Kernplatte in Polansicht, aus derselben Keimanlage wie die vorhergehenden Figuren. Vergr. 1600.

Fig. 36. Keimanlage in etwa 32 zelligem Zustande. Die Kanalzellen unverändert erhalten, in die Keimanlage vorgewölbt. Vergr. 400.

Fig. 37. Kernspindel aus einer Prothalliumzelle. Vergr. 1600.

Fig. 38. Prothalliumzelle in Teilung. Junge Tochterkerne und Verbindungsfäden mit Zellplatte. Vergr. 1600.

Fig. 39—41. Keimanlagen verschieden weit fortgeschritten und ungleich orientiert zur Makrosporenachse. Vergr. 145.

Fig. 42. Wucherndes Prothallium mit abgestorbenem Archegonium, selbst im Absterben begriffen. Vergr. 145.

### Fig. 43—57. Marsilia vestita.

Fig. 43. Junge Prothalliumanlage. Kernspindel zur Anlage der Deckzelle. Vergr. 400.

Fig. 44. Die Kernspindel von 43. 1600 mal vergrößert.

Fig. 45. Kernspindel aus einer seitlichen Hüllzelle von 43. Vergr. 1600.

Fig. 46. Kernspindel aus einer Basalzelle von 43. Vergr. 1600.

Fig. 47. Kernplatte in Polansicht aus einer jungen Keimanlage. Vergr. 1600.

Fig. 48. Kernplatte in schräger Ansicht aus der Stammscheitelzelle einer älteren Keimanlage. Vergr. 1600.

Fig. 49. Die Scheibe der basalen Zellen einer jungen Prothalliumanlage. Vergr. 400.

Fig. 50. Querschnitt durch eine junge Prothalliumanlage. Vergr. 400.

Fig. 51 u. 52. Kernspindeln aus Prothalliumzellen. Vergr. 1600.

Fig. 53 u. 54. Kernspindeln aus einer Keimanlage. Vergr. 1600.

### Tafel VI.

Fig. 55. Junge Keimanlage im medianen Längsschnitt. Im und am Archegoniumhals abgestorbene Spermatozoiden. Vergr. 400.

Fig. 56 u. 57. Erste Kernspindeln in den Mikrosporen. Vergr. 1600.

### Fig. 58—68. Marsilia quadrifoliata.

Fig. 58. Makrosporenmutterzelle zu Beginn der Prophase. Substanzansammlung im Zytoplasma nach außen vom Kern. Vergr. 1600.

Fig. 59. Makrosporenmutterzelle, Diakinese. Vergr. 1600.

Fig. 60. Beginn der Spindelbildung. In dieser wie in der vorhergehenden Figur im Zytoplasma eine einseitige Verdichtung. Vergr. 1600.

Fig. 61. Reduktionsspindel der Makrosporenmutterzelle. Neben der Spindel einseitige Zytoplasmaverdichtung. Vergr. 1600.

Fig. 62. Polansicht der Kernplatte. Vergr. 1600.

Fig. 63. Polansicht der Tochterkernchromosomen des ersten Teilungsschrittes der Makrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.

Fig. 64. Tochterkernspindel der Makrosporenmutterzelle. Homöotypische Kernplatte. Die zweite Kernspindel lag tiefer, war also in dieser Einstellung nicht sichtbar. Vergr. 1600.

Fig. 65. Anaphase der Tochterkerne in der Makrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.

Fig. 66. Tochterkernspindeln in einer Mikrosporenmutterzelle. Vergr. 1600.

Fig. 67. Zwei Zellen aus einer jungen Makrosporangiumanlage. In der unteren Zelle Polansicht der Kernplatte. Vergr. 1600.

Fig. 68. Junge Epidermiszelle des ersten Blattes einer Keimanlage. Polansicht der Kernplatte. Vergr. 1600.

### Fig. 69—84. Marsilia elata.

Fig. 69. Zentralzelle einer jungen Makrosporangiumanlage von oben. Vergr. 1600.

Fig. 70. Teile eines Querschnittes durch eine Makrosporangiumanlage. Die Kerne der Makrosporenmutterzellen in Synapsis. Vergr. 400.

Fig. 71. Makrosporenmutterzelle mit Kern in den Prophasen. Beginn der Spindelanlage. Vergr. 1600.

Fig. 72. Ein ähnlicher Entwicklungszustand wie in 71. Vergr. 1600.

Fig. 73. Zwei Makrosporenmutterzellen mit Kernspindeln in Seiten- und in Polansicht. Neben den Kernspindeln deutliche Substanzansammlungen im Zytoplasma. Vergr. 1600.

Fig. 74a. Makrosporenmutterzelle mit Tochterkernspindeln. In 74b eine Tochterkernplatte in Polansicht. Vergr. 1600.

Fig. 75. Teil eines Querschnittes durch ein Makrosporangium mit Anlage einer Sporentetrade. Vergr. 400.

Fig. 76. Entsprechendes Bild wie in 75, doch die Sporen schon durch Scheidewände geschieden. Vergr. 400.

Fig. 77. Eine Makrosporentetrade. Die Kerne nach den Scheiteln der Sporen gerückt. Vergr. 400.

Fig. 78. Das Wachstum der bevorzugten Makrospore hat bereits begonnen, die drei anderen Makrosporen der Tetrade sind im Absterben. Vergr. 400.

Fig. 79. Der nächstfolgende Entwicklungszustand. Der Protoplast der bevorzugten Makrospore, in einer sehr wesentlich vergrößerten Blase eingeschlossen. Vergr. 400.

### Tafel VII.

Fig. 80. Ein ähnlicher Zustand wie in Fig. 79, stärker vergrößert. Der Protoplast der bevorzugten Makrospore, unter dem Einfluß des Fixierungsmittels, unregelmäßig eingestülpt. Vergr. 1600.

Fig. 81. Nächstfolgender Zustand mit bedeutend vergrößerter Blase, um welche das Protoplasma der Plasmodialtapete sich schon angesammelt hat. Vergr. 400.

Fig. 82. Partie aus der Plasmodialansammlung nach Beginn der Prismenbildung, von dieser etwas zurückgezogen. Vergr. 1600.

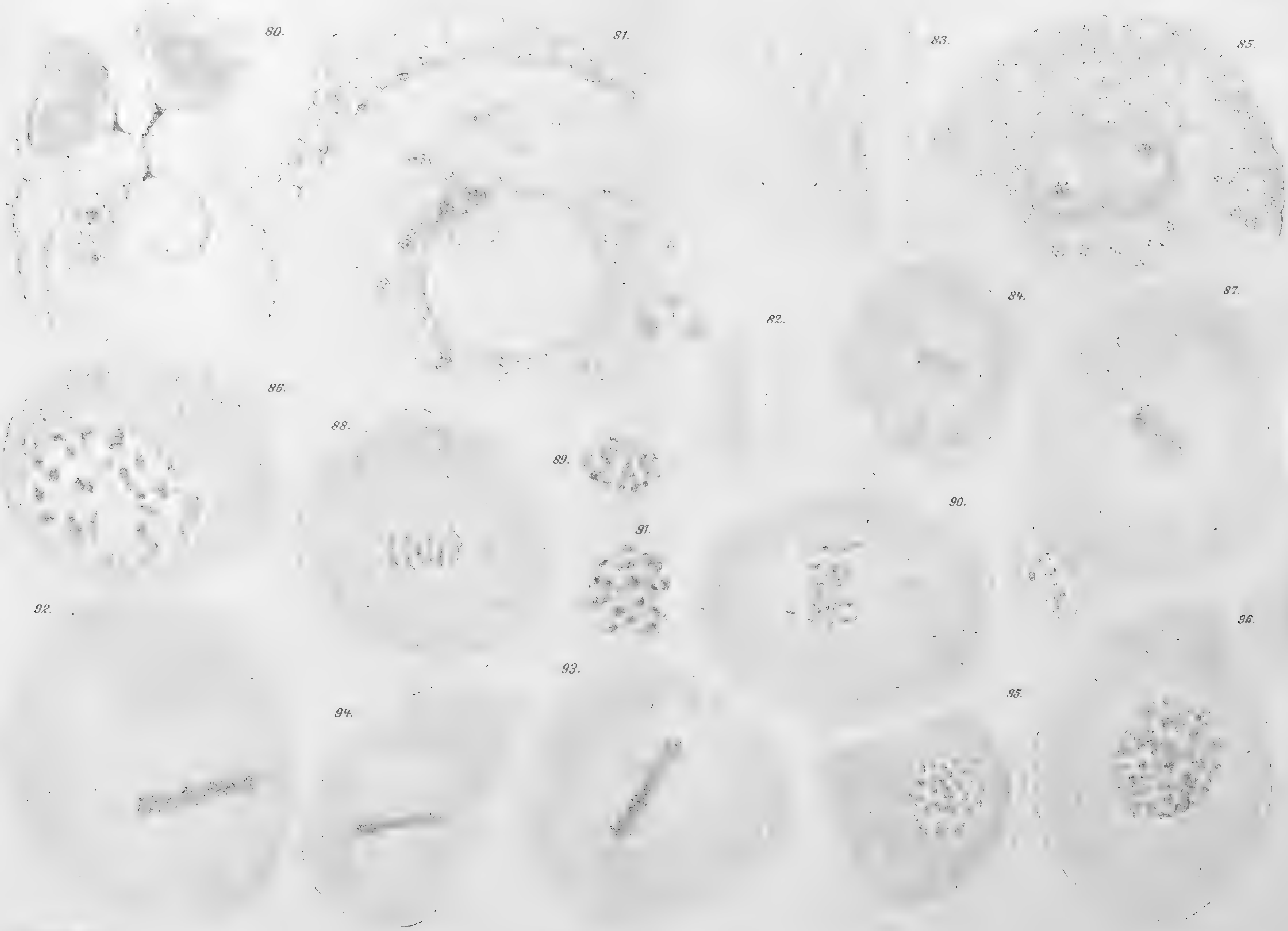
Fig. 83. Eine ähnliche, doch nächst ältere Partie, kurz vor Vollendung der Prismenschicht. Vergr. 1600.

Fig. 84. Mikrosporenmutterzelle mit Reduktionsspindel. Vergr. 1600.

### Fig. 85—105. Marsilia Drummondii.

Fig. 85. Teil eines Querschnittes durch ein Makrosporangium. Die Kerne der Makrosporenmutterzellen in Synapsis. Die Tapetenzellen hatten in der nach abwärts in der Figur gekehrten Hälfte des Sporangiums die Selbständigkeit schon aufgegeben. Dieses Makrosporangium führte nur vier Mutterzellen. Vergr. 400.

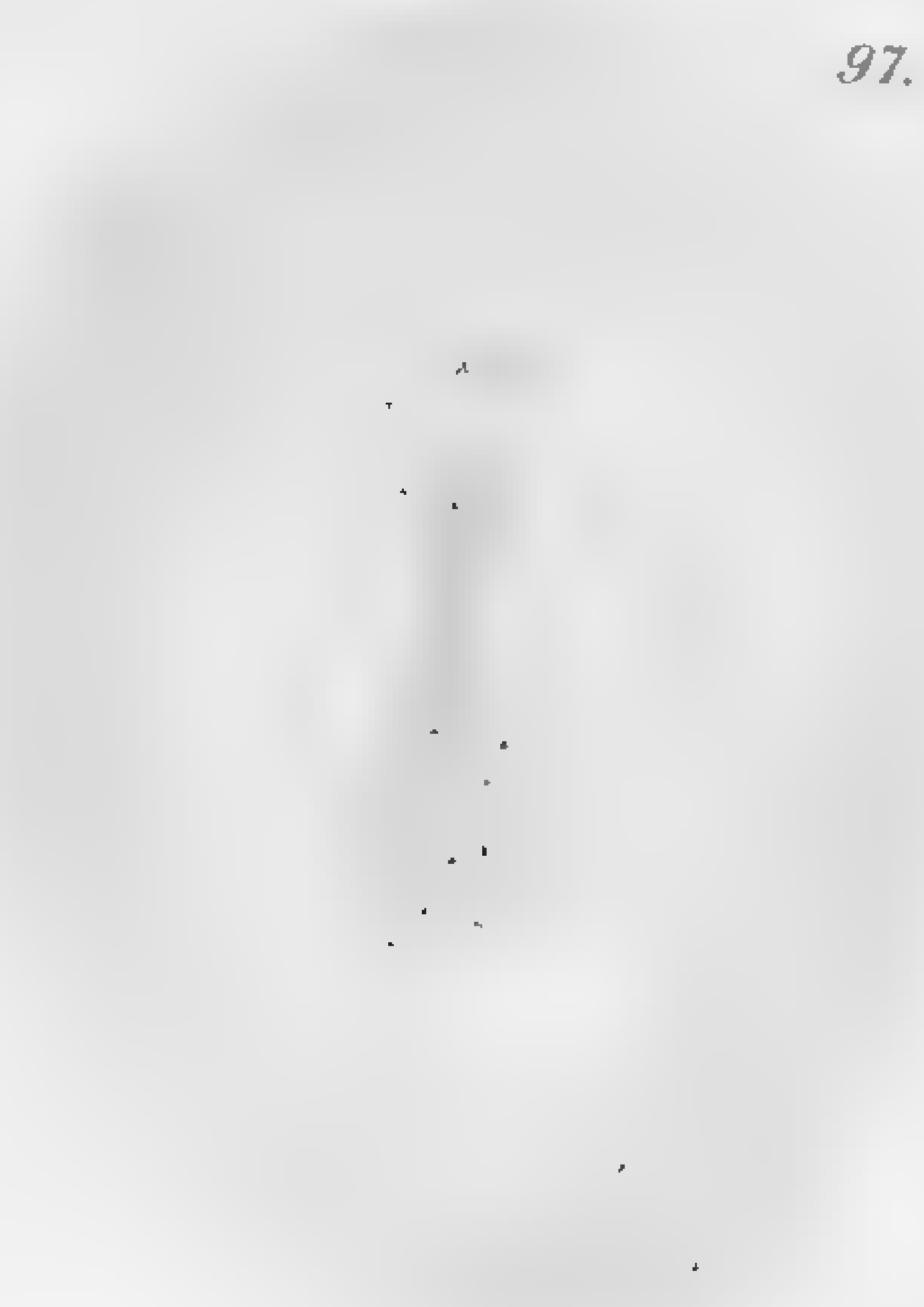
Taf. VII.

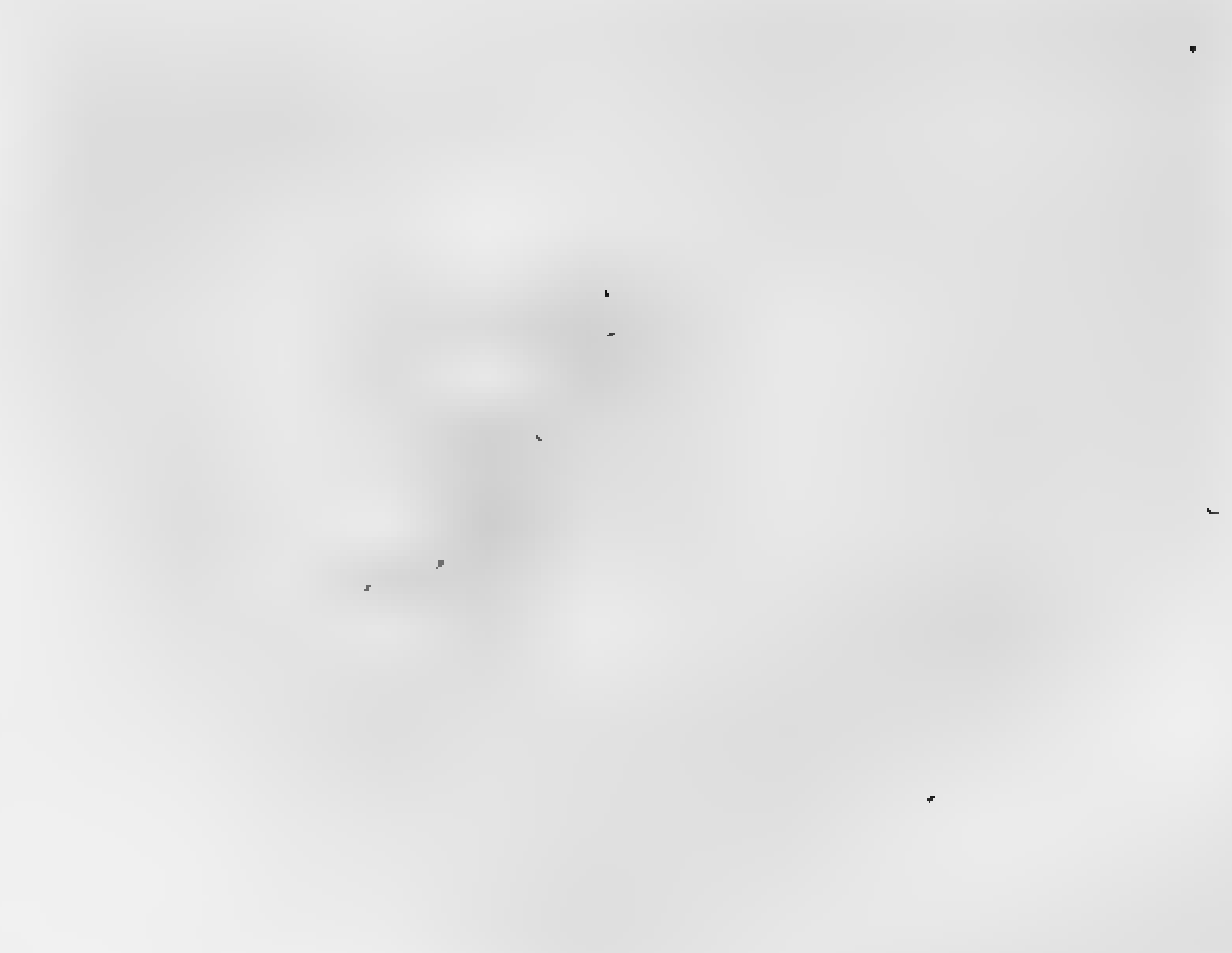

80.
81.
83.
85.
84.
87.
82.
86.
88.
89.
90.
91.
92.
96.
93.
95.
94.

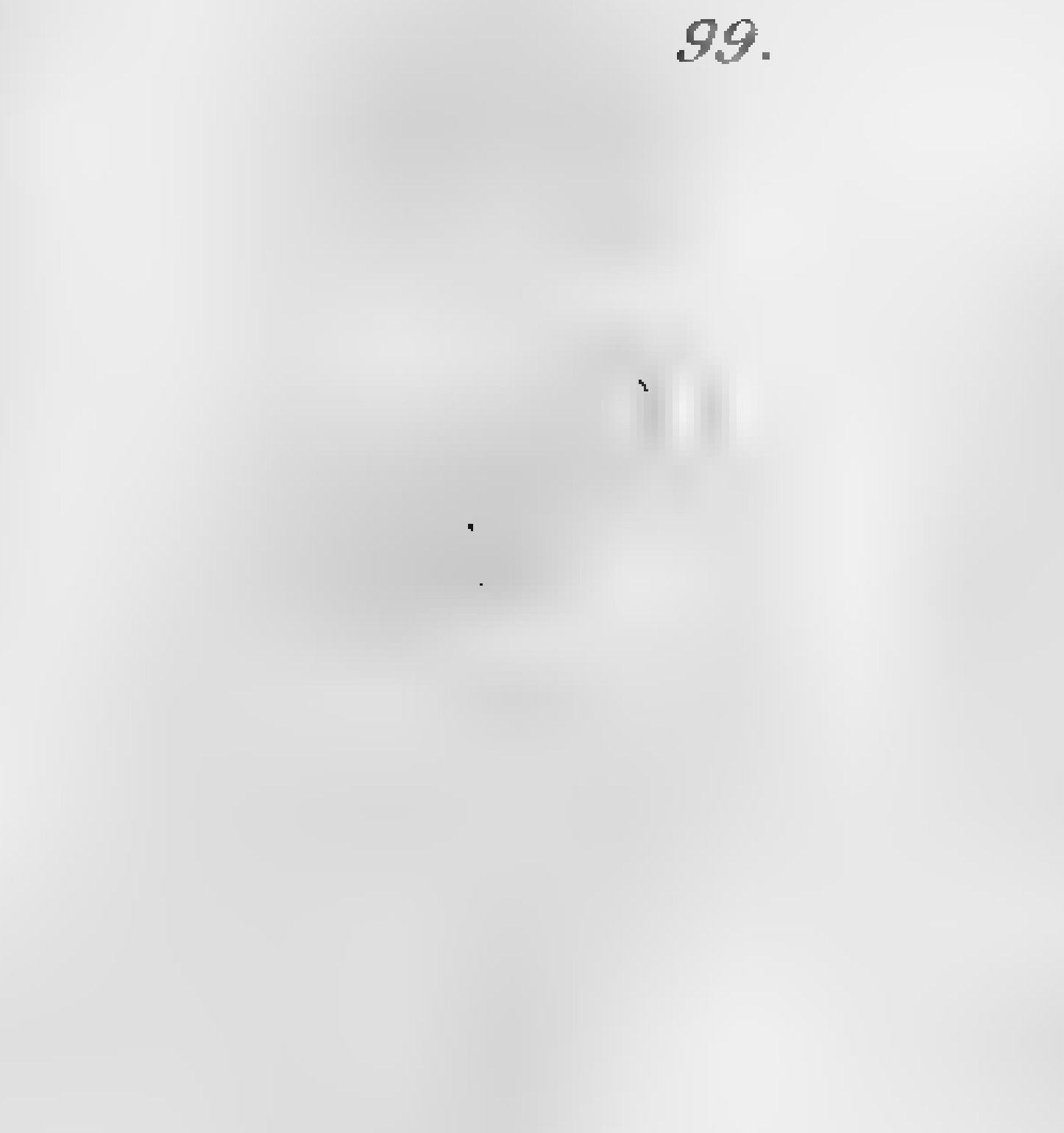
E. Strasburger del.

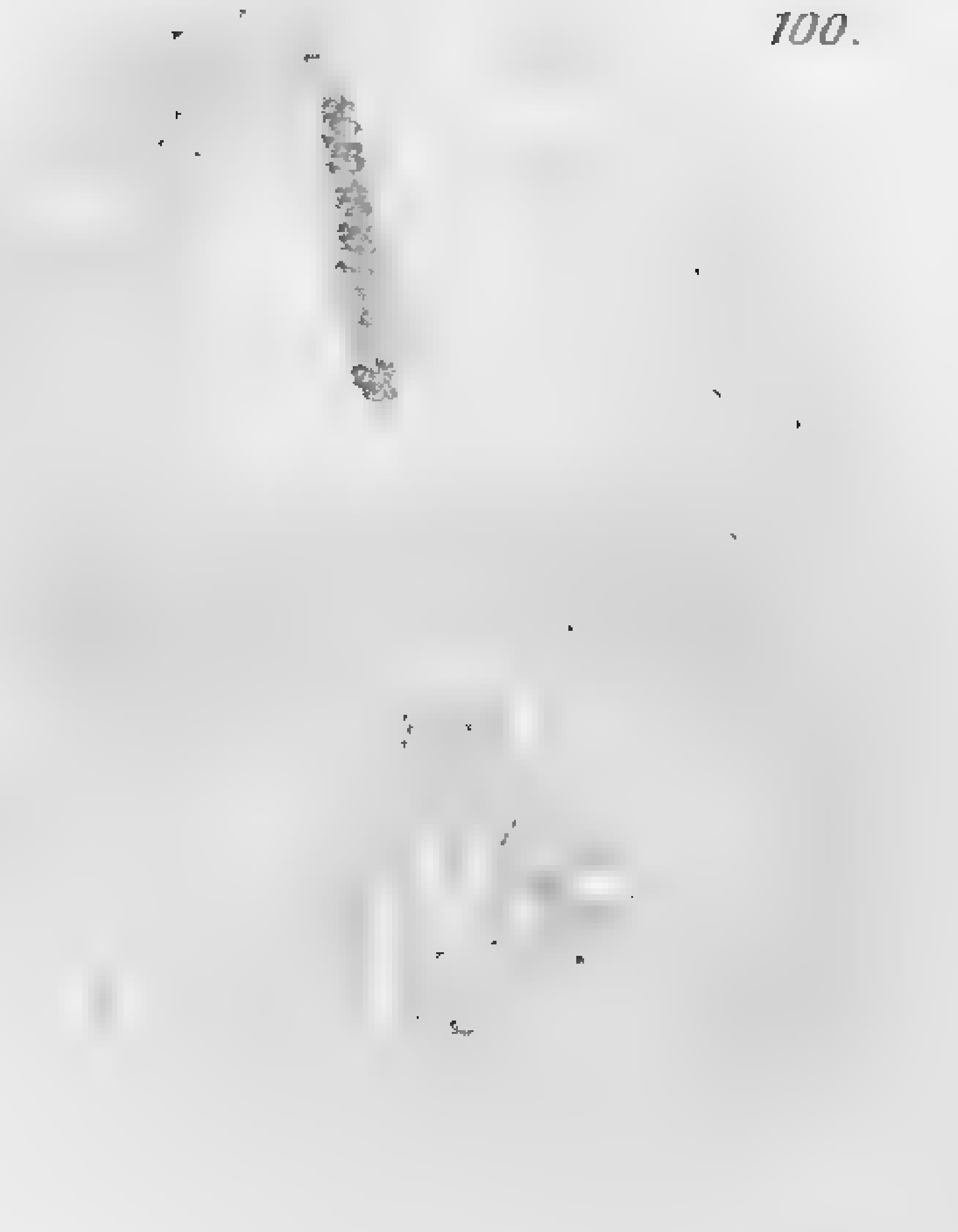
E. Laue Lith. Inst. Berlin

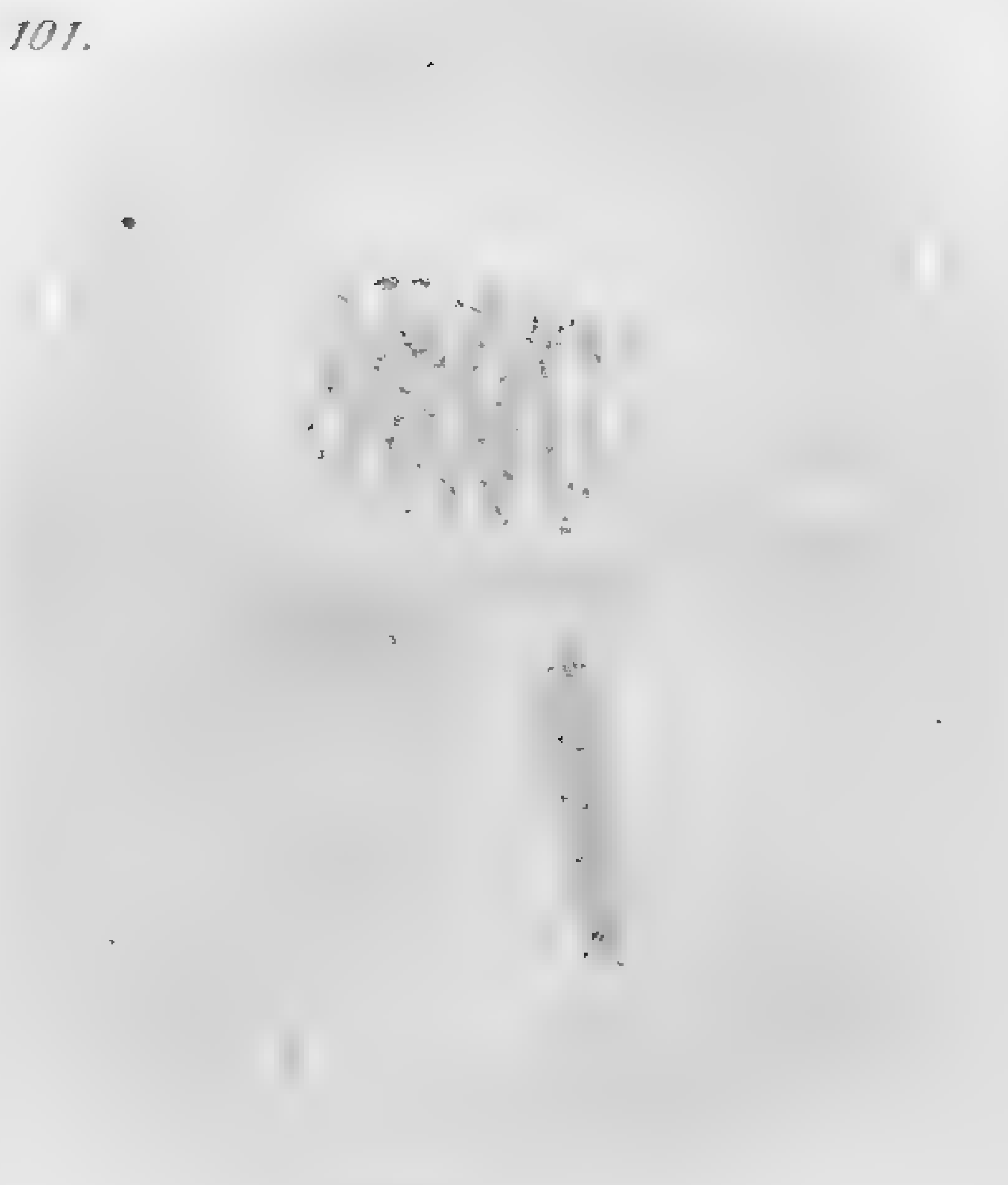
Verlag von Gustav Fischer in Jena

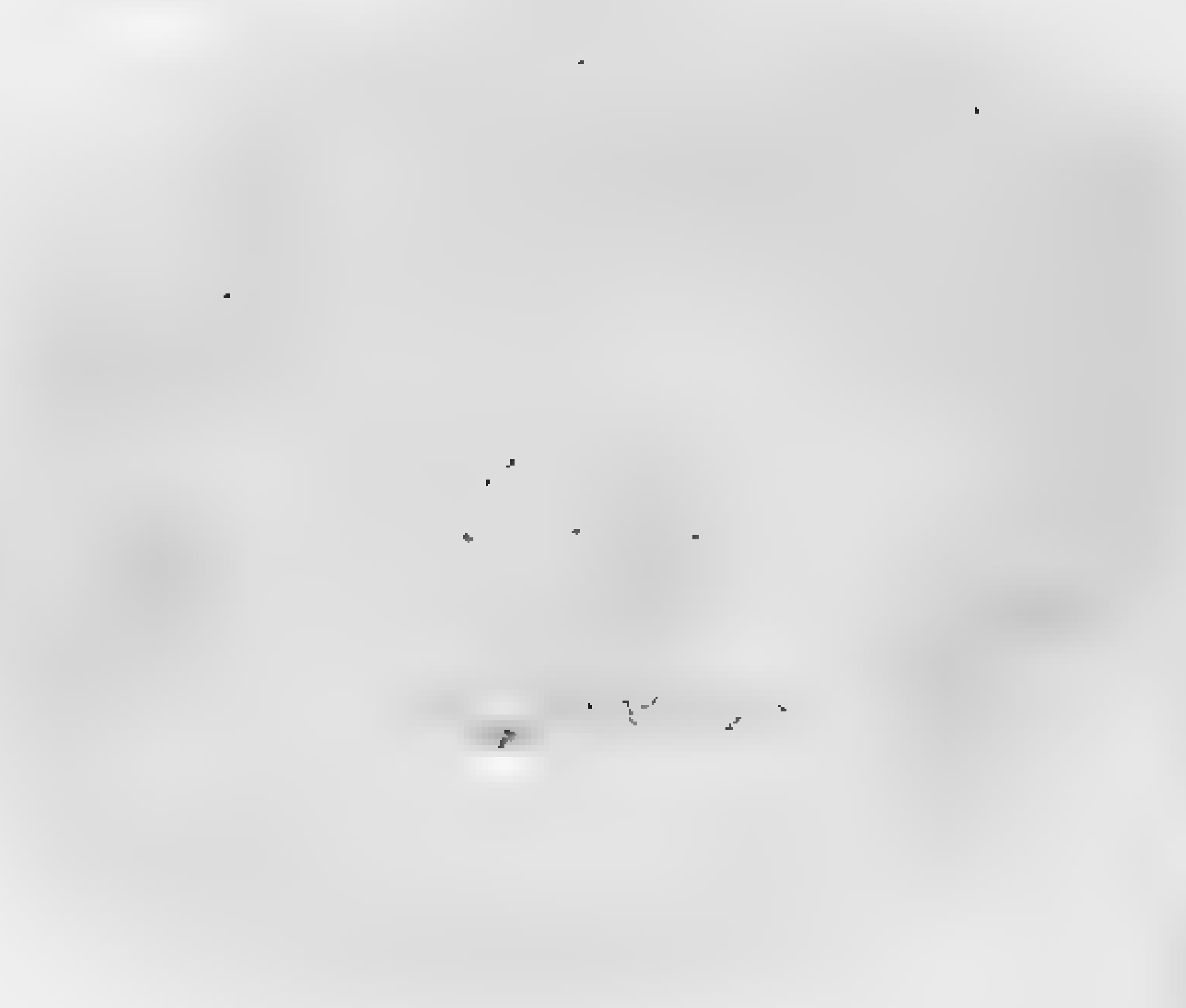

97.


98.

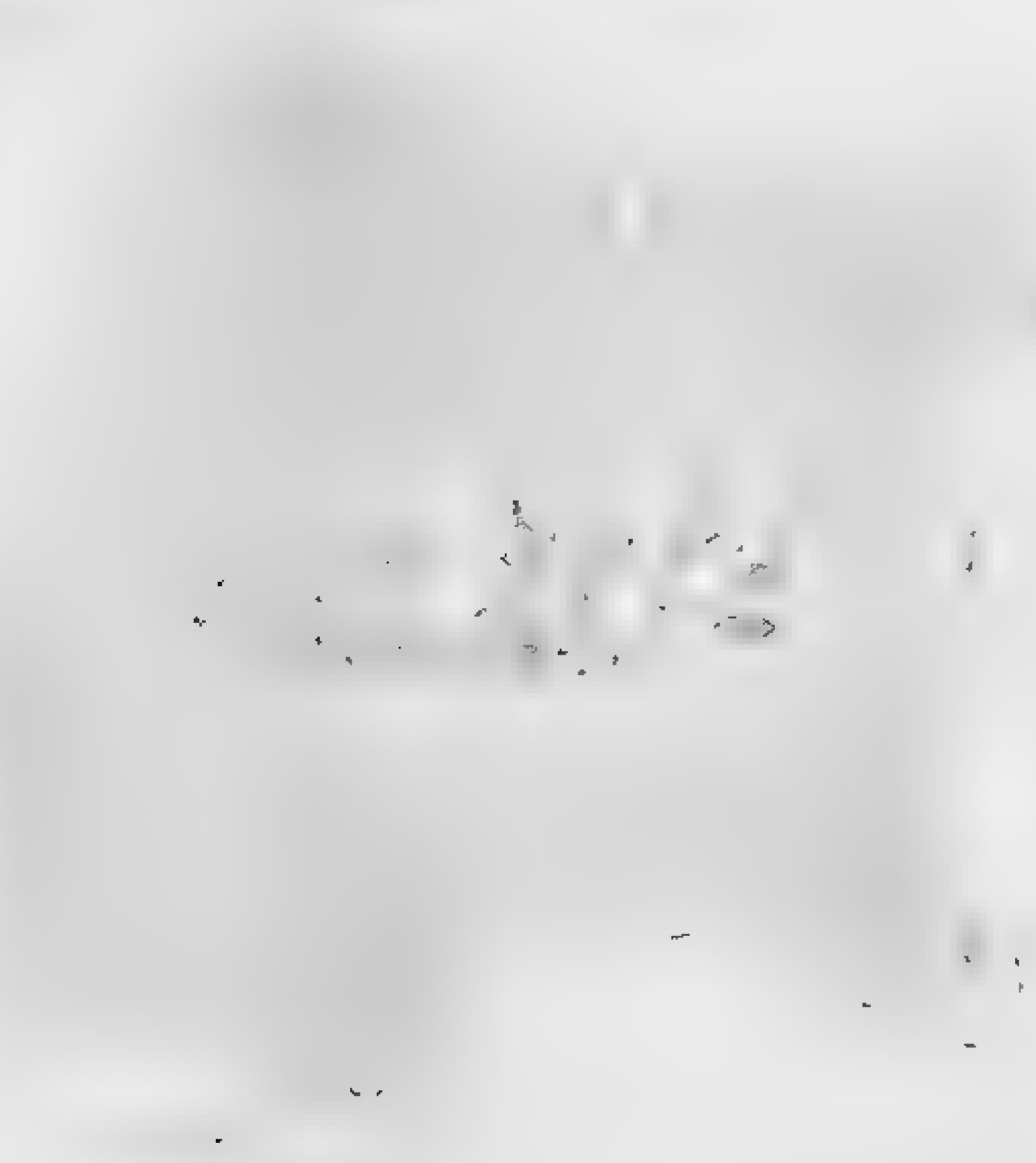

99.


100.


101.


102.

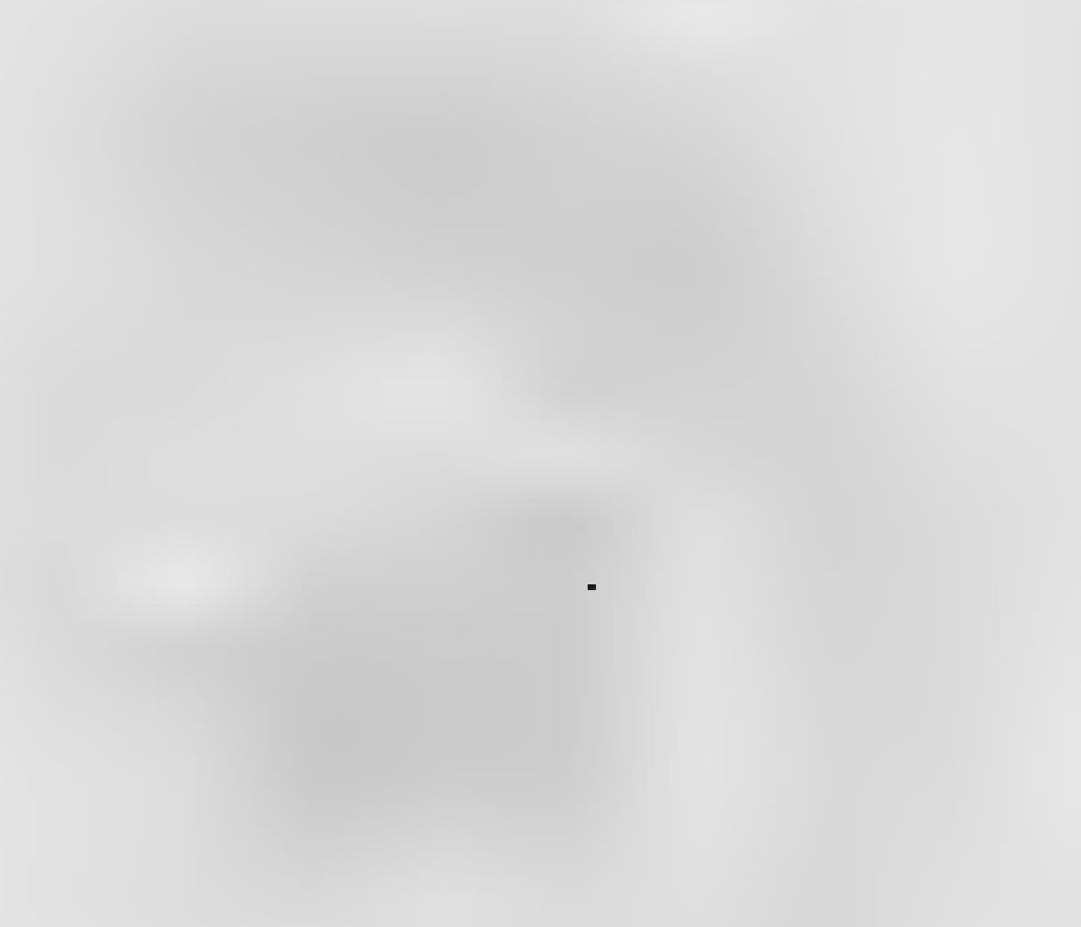
103.


104.

105.

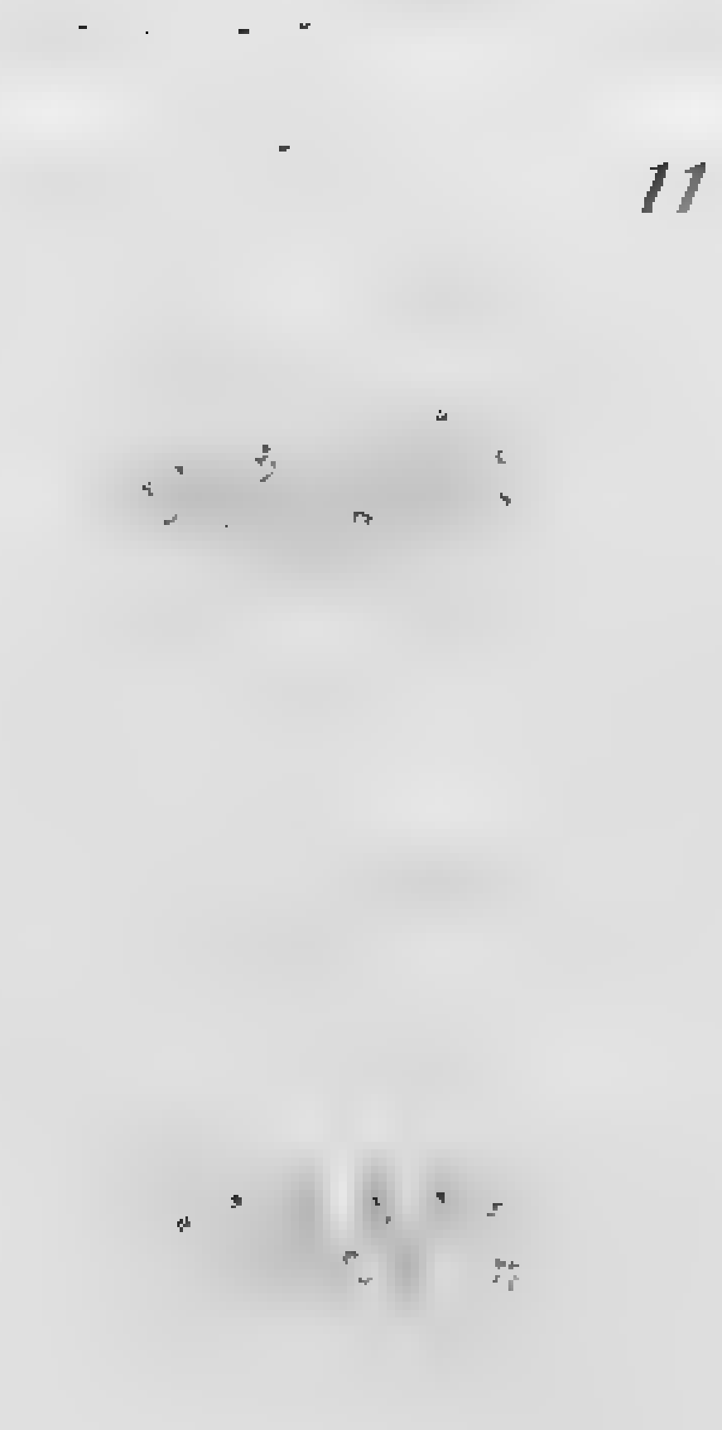
106.

107.


108.

109.

110.


111.

112.

E. Strasburger del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

E. Laue [illegible]

# Archegoniatenstudien.

Von **K. Goebel.**

## XI. Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration bei Riella und Sphaerocarpus.

(Mit 23 Abbildungen im Text.)

Daß sich über Riella allmählich eine größere Literatur angesammelt hat, ist nicht zu verwundern. Gilt doch noch immer der Satz, mit welchem die erste entwicklungsgeschichtliche Untersuchung über eine Riella-Art von Hofmeister eingeleitet wurde[1]: „Aus der Mannigfaltigkeit der Formen der Lebermoose tritt durch eigentümliche Tracht weit hervor die Montagnesche Gattung Riella . . ., vor allem die Algiersche Riella (Durieua) helicophylla, deren drei Zoll hohes wendeltreppenförmiges aufrechtes Laub zu den wunderbarsten Gebilden des Pflanzenreiches gehört."

Eingehender als Hofmeister hat Leitgeb[2] wie so viele andere Lebermoose auch Riella untersucht, da ihm aber nur trockenes Material vorlag, blieb namentlich die Keimung unbekannt.

Die Kenntnis der einzelnen Arten wurde durch Trabut[3] sehr gefördert. Ihm verdanke ich auch teils lebendes, teils Alkoholmaterial, auf Grund dessen ich im Abschnitt 4 dieser „Studien"[4] die Jugendstadien, im sechsten[5] das Verhalten der sterilen Zellen im Sporogon beschrieb.

Seither sind weitere Arbeiten erschienen, welche nicht nur mit den morphologischen Problemen, welche die Gattung bietet, sich beschäftigten, sondern namentlich auch zeigten, daß deren Arten viel weiter verbreitet sind als man früher annahm. Kannte man längere Zeit nur aus Nordafrika und Südeuropa Arten, so lehrten Howe und Underwood[6] eine R. americana (sowie R. affinis) aus Texas und Süd-

---

[1] Hofmeister, Entwicklungsgeschichte von Riella Reuteri Mont (Zur Morphologie der Moose, Berichte der Königl. Sächsischen Gesellsch. der Wissensch., Mathem.-physik. Klasse, 22. April 1854).

[2] Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, IV. Heft, 1879.

[3] Trabut, Revision des especes du genre Riella et description d'une espèce nouvelle, Revue générale de botanique III (1891, pag. 449).

[4] Goebel, Zur Kenntnis der Entwicklung von Riella, Flora, Jahrg. 1891, pag. 104.

[5] Flora, Bd. 80 (1895), pag. 8.

[6] M. A. Howe and L. M. Underwood, The genus Riella, Bulletin of the Torrey botanical club 30 (1903), pag. 214—224.

Dakota kennen, entdeckten an ihr Brutknospenbildung und beschrieben die Keimung. M. Porsild[1]) schilderte die Riella Paulsenii aus Turkestan und gab eine vortreffliche Beschreibung ihrer Entwicklung.

Den aus Afrika bekannten Arten hat F. Cavers[2]) eine in Südafrika (bei Port Elizabeth in der Kapkolonie) entdeckte R. capensis hinzugefügt, von deren sterilen Zellen im Sporogon er sagt: „The writers observations on living plants fully confirm the conclusion drawn by Goebel[3]) from the study of alcohol-material, i. e., that the sterile cells serve a double function; the starch they contain is used up by the developing spores, and at a later stage, by becoming mucilaginous and swelling, they aid in the liberation of the ripe spores“ — eine interessante Anpassung, welche mit dem Leben der Riellen im Wasser deutlich im Zusammenhang steht.

So sind also jetzt Riellen aus Afrika, Amerika, Asien und Europa bekannt. Weitere Funde sind wahrscheinlich. Die meisten Riellen sind, wenn sie nicht in Masse auftreten, im Wasser nicht leicht aufzufinden, es ist charakteristisch, daß sowohl R. Paulsenii als R. capensis nicht an Ort und Stelle entdeckt wurden, sondern zufällig in Europa in aus den angeführten Gegenden stammendem Schlamme aufgingen. Als Herr Prof. Kirk aus Wellington in Neuseeland vor einigen Jahren meine Riella-Kulturen in München sah, teilte er mir mit, daß er eine ganz ähnliche Pflanze, die offenbar eine Riella sei, auch in Neuseeland beobachtet habe. Leider ist sie seither nicht mehr auffindbar gewesen.

Es fragt sich nun, wie weit den verschiedenen bis jetzt untersuchten, so weit verbreiteten Riella-Arten ein gemeinsamer Aufbau zukommt, und wie dieser aufzufassen ist.

Gegen die Auffassung, zu der ich seinerzeit gelangt war, hat Solms-Laubach Einspruch erhoben[4]). Er hält es für unrichtig, daß, wie ich angegeben hatte, der Vegetationspunkt des jungen Sprosses am Keimling interkalar entstehe; er meint, ich habe die Hofmeistersche Auffassung gegen Leitgeb verteidigt[5]), und der Sproß, der seitlich an der Keimscheibe entstehe, komme in ursprünglich horizontale (nicht wie ich angegeben hatte in vertikale) Lage.

---

[1]) Morten P. Porsild, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Riella, Flora, Bd. 92 (1903), pag. 431 ff.

[2]) F. Cavers, A new species of Riella (R. capensis) from South Africa, Revue bryologique 1903, pag. 81.

[3]) Goebel, Über Funktion und Anlegung der Lebermooselateren, Flora 1895, pag. 8.

[4]) Botan. Zeitung 1903, II. Abteil., pag. 194.

[5]) Schon 1881 habe ich im Anschluß an Leitgeb die Unrichtigkeit der Hofmeister'schen Auffassung betont! (Goebel, Die Muscineen in Schenk's Handbuch, II, pag. 324.

Daß diese Solmsschen Einwände teils auf irrtümlicher Wiedergabe meiner Ausführungen beruhen, teils sachlich nicht zutreffend sind geht schon aus Porsilds Abhandlung hervor. Solms-Laubach ist aber[1]) — abgesehen von seiner früheren Angabe, wonach ich die Hofmeistersche Auffassung von Riella verteidigt haben sollte — auf seiner Meinung stehen geblieben. Es mag deshalb nicht überflüssig sein, wenn die vorliegende Arbeit die bestehenden Streitpunkte aufzuklären und einige weitere Beiträge zur Kenntnis von Riella zu bringen sucht.

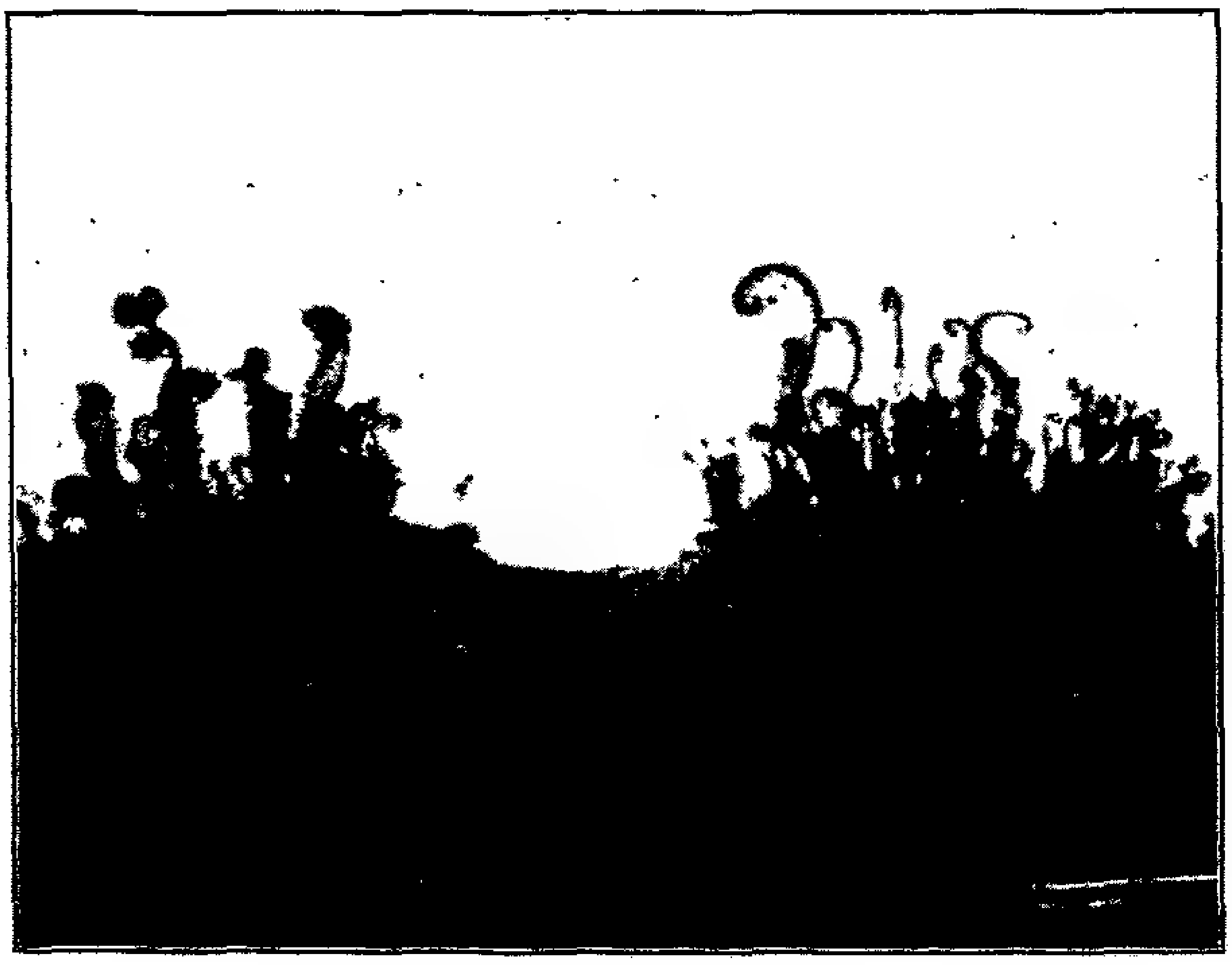


Fig. 1. Riella Cossoniana, in Wasser photogr. (natürl. Größe). Rechts vorwiegend männliche Exemplare (der Saum der Flügel ist durch die Antheridien dunkel), links einige weibliche.

Vorausgeschickt sei die Bemerkung, daß Riella wohl zu den am leichtesten zu kultivierenden Lebermoosen gehört. R. Clausonis, die ich unter Trabut's Führung im Frühjahr 1903 bei der Stadt Algier gesammelt hatte, wächst im Münchener Leitungswasser seither vortrefflich, man braucht nur von Zeit zu Zeit das Wasser zu erneuern. Die kräftigsten Exemplare waren die zwischen einer von demselben Standort stammenden Chara wachsenden. Die Art ist nach Trabut synonym mit der von Solms untersuchten R. Parisii Gottsche.

R. Cossoniana wurde in lebenden von Trabut gesandten Exemplaren kultiviert. Figur 1 zeigt lebende im Wasser, also in ihrer natürlichen Lage, photographierte Exemplare. R. helicophylla sammelte Herr Dr. Gentner in fruchttragenden Exemplaren in Salzlachen (reich an kohlensaurem Kalk und Gips) des Schott el Kebir bei der Oase El Hamma. Die Keimung dieser Sporen soll unten besprochen werden.

---

[1]) Botan. Zeitung 1904, II. Abteil., pag. 19.

Außer den genannten Herren, welchen ich Material verdanke, habe ich noch Herrn Dr. W. Kupper besonders für seine Mitarbeit zu danken. Er hat im letzten Jahre nicht nur die Riella-Kulturen besorgt, sondern auch an der Untersuchung selbst sich eingehend beteiligt und eine Anzahl der hier mitgeteilten Abbildungen angefertigt.

## I. Die Keimung von Riella.

Die Keimung von Riella wurde zuerst durch Hofmeister für R. Reuteri beschrieben, indes darf wohl angenommen werden, daß diese — seither verschwundene — Art sich nicht wesentlich von den andern unterscheidet. Nach Hofmeisters Angaben wäre dies aber der Fall. Er sagt über die so eigentümliche Wachstumsrichtung der Keimlinge nichts aus und gibt nur an, daß junge Exemplare zunächst Zellreihen, dann Zellflächen darstellen. „Sehr zeitig eilen die Zellen der einen Seite des Vorderrandes in Vermehrung und Ausdehnung denen der anderen beträchtlich voraus, so daß der Vegetationspunkt der jungen Riella seitlich abgelenkt wird.“

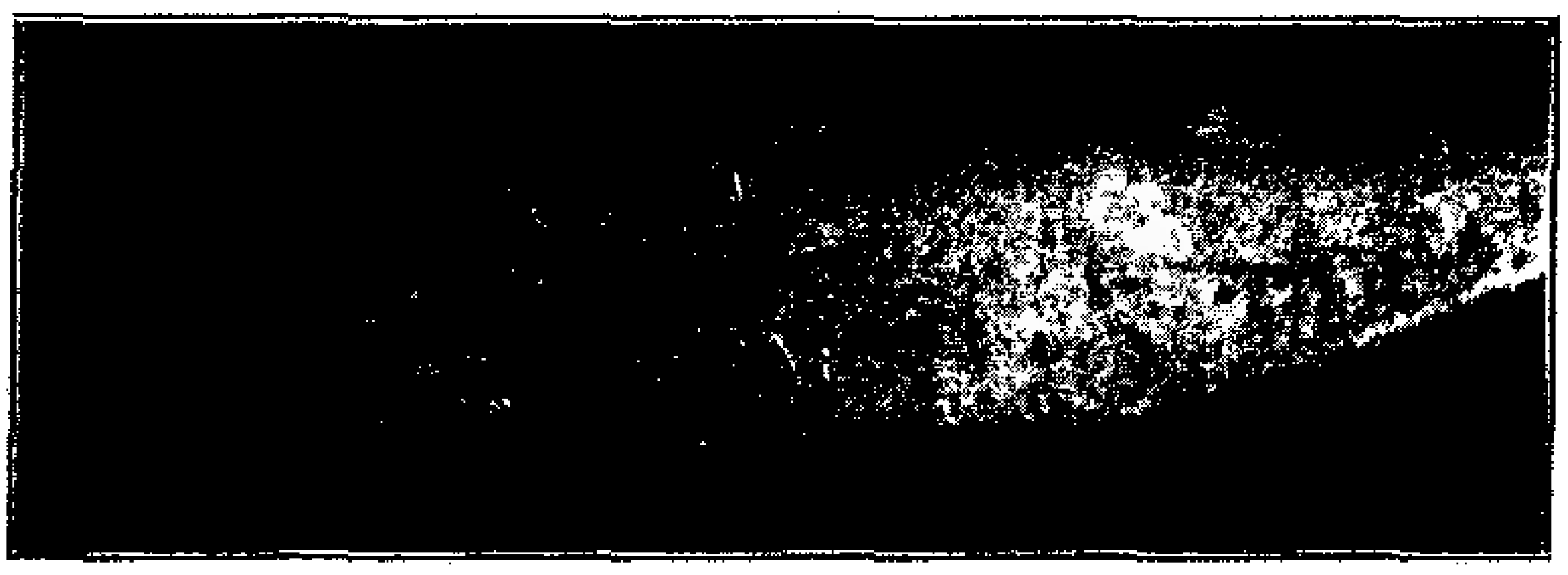


Fig. 2. Riella helicophylla, Keimpflanzen in Wasser photographiert (in natürl. Gr.). Man sieht die spatelförmigen, aufrecht wachsenden Keimscheiben.

Zu einem andern Resultat führte mich a. a. O. die Untersuchung junger Riellapflänzchen, die wohl sämtlich Adventivsprosse darstellten, welche sich aber, wie unten zu zeigen sein wird, der Hauptsache nach wie Keimpflanzen verhalten. Es wurde angegeben, daß zunächst eine Zellfläche sich bilde — sie mag als Keimscheibe bezeichnet werden —, die vertikal steht, und daß an dieser der Vegetationspunkt interkalar entstehe, also nicht, wie Hofmeister angenommen hatte, aus der Spitze der Zellfläche hervorgehe. Später haben Howe und Underwood, Solms-Laubach und Porsild die Keimung untersucht.

Hier soll sie für R. Clausonis und R. helicophylla geschildert werden. Letztere interessierte mich besonders, weil Leitgeb vermutet hatte, daß die Pflänzchen im jugendlichen, flügellosen[1]) Zustande nach Art von Schlingpflanzen Stützen umwindend emporstreben. War diese Vermutung schon nach den Darlegungen Trabut's, der gezeigt hatte, daß der Thallus von Riella helicophylla nicht die ihm früher zugeschriebene Wendeltreppenform besitze (nur der Flügel zeigt sich gewöhnlich mehr oder minder stark gewellt), unwahrscheinlich, so zeigt die Verfolgung der Keimung mit Sicherheit, daß sie irrig ist. Es ist ein anziehendes Bild (Fig. 2), welches die gerade aufrecht wachsenden Keimpflänzchen, wenn sie in größerer Menge auftreten, darbieten, man sieht die zungenförmigen grünen Zellflächen besonders dann deutlich, wenn man sie auf hellem Untergrund, z. B. Kaolin, kultiviert.

---

[1]) Da Leitgeb den Flügel für eine Wucherung der Mittelrippe hielt, nahm er wohl an, daß die Flügel erst später auftreten.

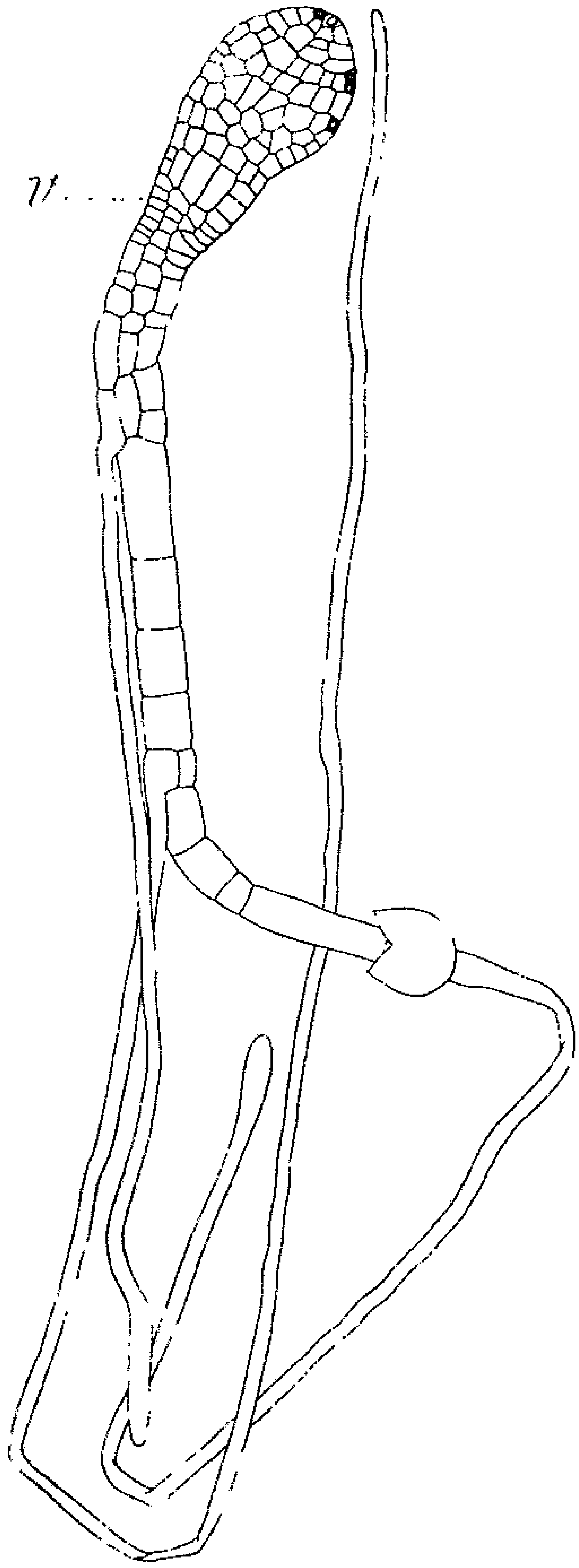


Fig. 4. Riella helicophylla, Keimpflanze. Die Skulptur der Spore ist nicht gezeichnet. *v* interkalarer Vegetationspunkt.

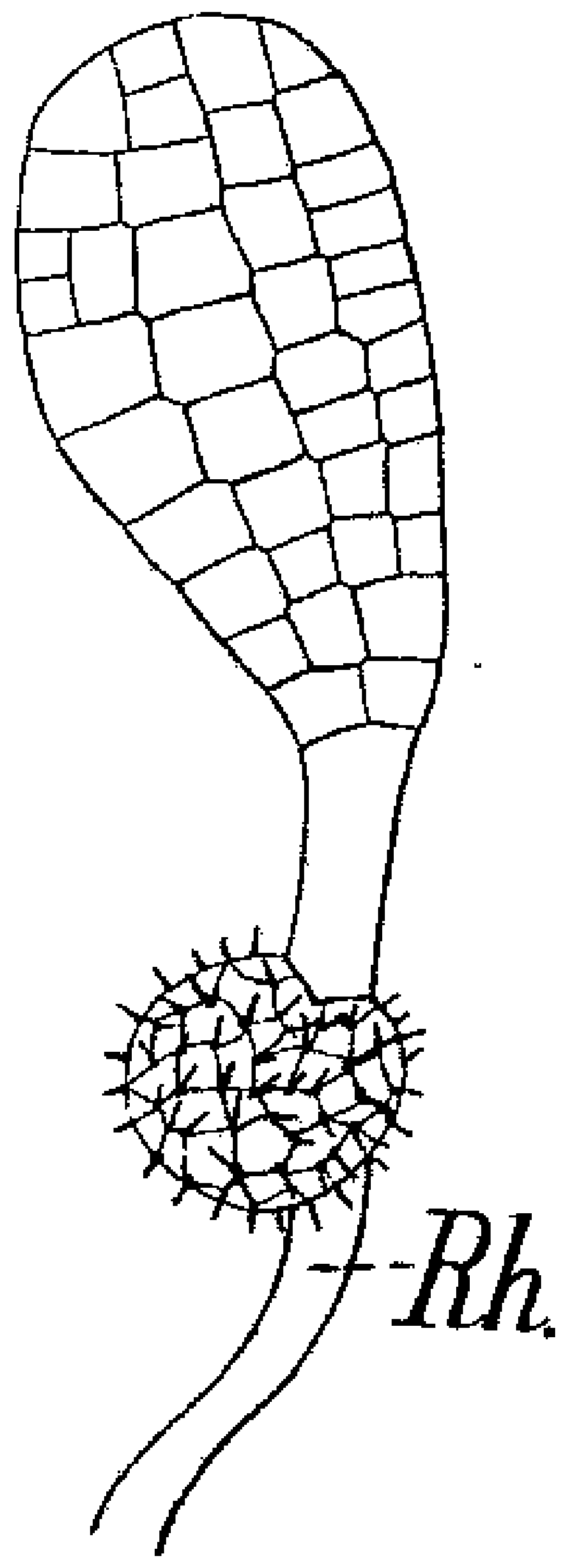


Fig. 3. Riella Clausonis. Spore mit Keimscheibe. Das Rhizoid *Rh* ist nicht vollständig gezeichnet.

Sieht man ein Keimpflänzchen von R. Clausonis, wie es in Fig. 3 abgebildet ist, näher an, so zeigt sich, daß es aus der von Porsild als „Primordiallobus“ bezeichneten Keimscheibe besteht, deren Zellen sich ohne erkennbare Bevorzugung einzelner Regionen durch Teilung vermehren. Die für Riella so charakteristischen Ölzellen sind zunächt noch nicht vorhanden. Es mag wohl sein, daß die Zellteilungen in der apikalen Region zeitweise lebhafter vor sich gehen, indes ist diese Verschiedenheit jedenfalls keine bedeutende. Die Zellfläche geht nach unten in eine einzige Zelle (den Keimschlauch) über; in andern Fällen ist dieser viel länger und durch Querwände geteilt; es hängt dies offenbar von äußeren Faktoren ab.

Viel größer war dieser Stielteil bei den Keimpflanzen von R. helicophylla, bei denen namentlich auch die sehr starke Länge der Rhizoiden auffiel, welche die des Keimpflänzchens selbst um ein mehrfaches übertrifft. So wurden z. B. von einem 0,4 mm langen Keimpflänzchen 2 cm lange, in einem andern Falle sogar 2,5 cm lange Rhizoiden gemessen (in einer Kaolin-Kultur). Sie sind der Raumverhältnisse halber in Fig. 4. stark gebogen dargestellt, während sie in Wirklichkeit natürlich der Hauptsache nach gerade sind. An diesem Keimpflänzchen ist nun besonders deutlich, daß die Teilungsfähigkeit der Zellen am Scheitel am frühesten erlischt. Wir sehen hier nämlich die ersten Ölzellen (durch den eingezeichneten Inhalt kenntlich) auftreten. Die Bildung dieser Ölzellen aber ist der letzte Teilungsvorgang der in den Zellen eintritt, sie findet auch an andern Teilen der Pflanze kurz vor dem Übergange in den Dauerzustand statt.

Ferner sehen wir, daß hier ebenso wie bei R. Clausonis (Fig. 5) in der mit *V* bezeichneten Zone noch Teilungen auftreten, die Wände sind hier zarter, die Zellen kleiner und dicht mit Protoplasma erfüllt. Außerdem kann man sich auch direkt von dem Auftreten neuer Wände überzeugen: wenn man junge Pflanzen auf einem Objektträger in Wasser unter einem großen mit einem Vaselinrand umgebenen Deckglase kultiviert, wachsen sie einige Zeit normal weiter (später treten dann Störungen ein). Die Pflänzchen sind durchsichtig genug, um das Auftreten der neuen Wände beobachten zu können und diese finden sich nur an der soeben angeführten Stelle. In Fig. 6 ist ein etwas älteres Stadium abgebildet, es ist hier durch stärkeres Ausziehen der älteren Zellwände ersichtlich gemacht, wo und wie die neuen Zellwände eingeschaltet werden. Zugleich ist ersichtlich, daß oberhalb der Stelle, an der die intensivste Teilungstätigkeit stattfindet, neue Ölzellen sich gebildet haben — als äußeres Zeichen dafür, daß nach oben hin die Teilungsfähigkeit erlischt. Später tritt dasselbe auf der unterhalb des Meristems liegenden Zone ein, und dann treten die ersten Blattanlangen auf. Wir sehen also, daß zweifellos an einer ursprünglich embryonalen Zellfläche die Teilungsfähigkeit auf eine interkalar gelegene, d. h. oben und unten von Dauergewebe begrenzte Zone (vorzugsweise auf die beiden Ränder) beschränkt wird. Aus diesen beiden embryonal gebliebenen Stellen der Keimscheibe kann sich je ein Riella-Vegetationspunkt entwickeln; ich habe früher auch ein derartiges Doppelpflänzchen

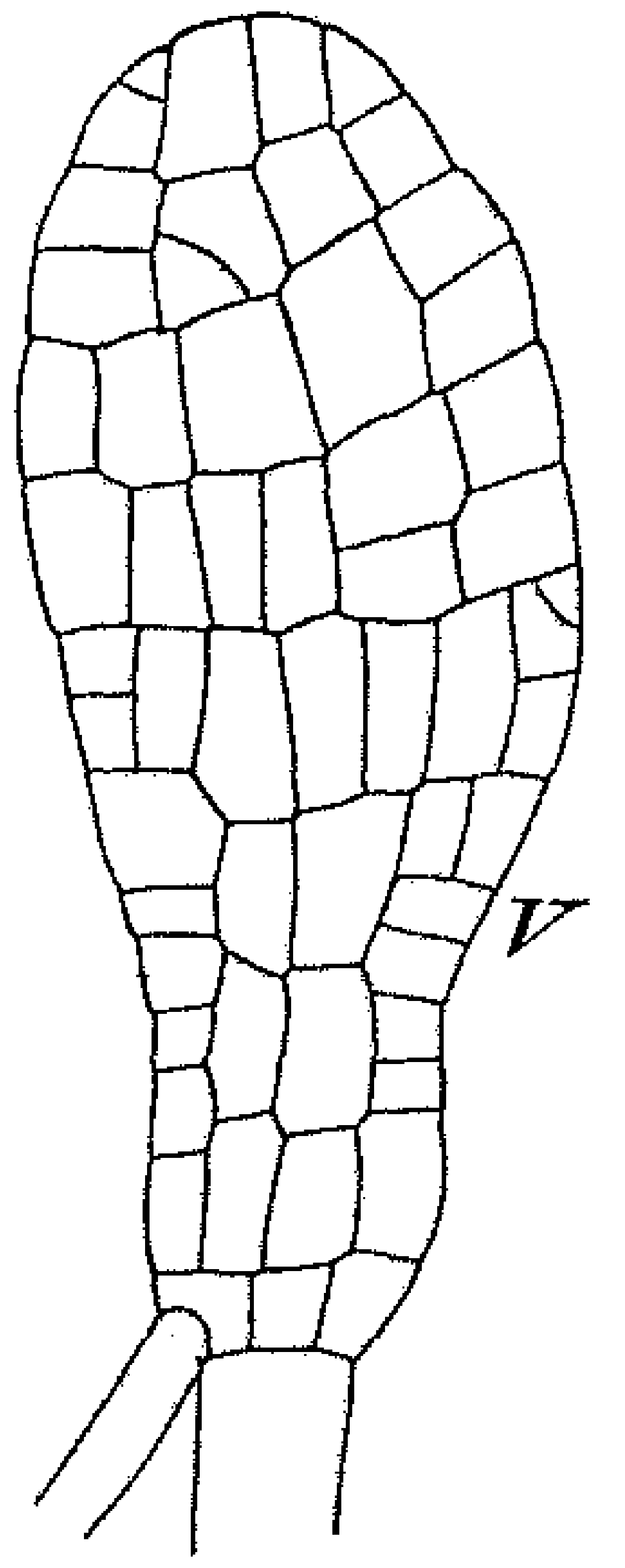


Fig. 5. Keimscheibe von Riella Clausonis. *V* Stelle, an der sich der interkulare Vegetationspunkt herausbildet.

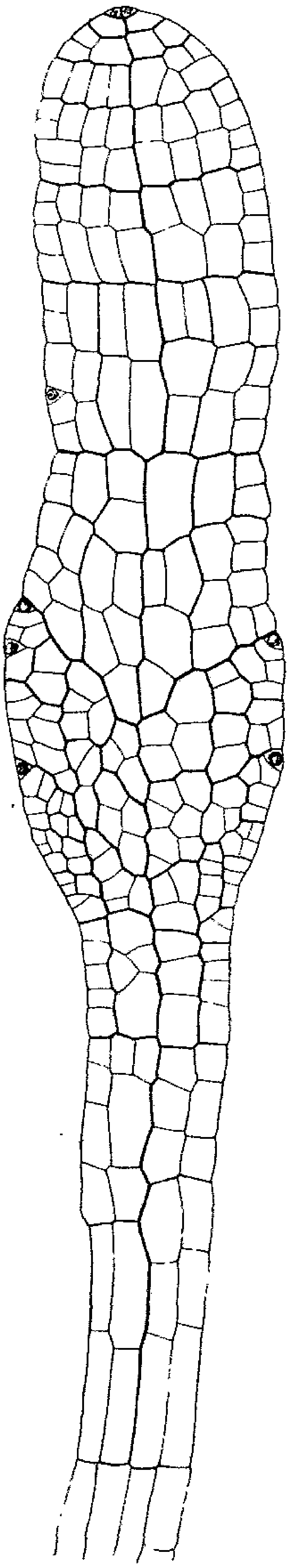


Fig. 6. Keimscheibe von Riella helicophylla, älter als die in Fig. 4 abgebildete und stärker vergrößert. Man sieht deutlich rechts und links am Rande ein Meristem. Die entsprechenden inneren Zellen dieser Zone teilen sich auch, aber weniger häufig als die am Rande.

abgebildet (a. a. O., Tafel II, Fig. 3). Bei R. helicophylla erlischt auf der einen Seite der Keimscheibe meistens die Teilungsfähigkeit der Zellen, ohne daß es zur Bildung eines Vegetationspunktes kommt. Fig. 7 zeigt z. B. ein älteres Keimpflänzchen bei schwacher Vergrößerung. Die ganze Pflanze ist noch durchaus einschichtig, während später die Rippe mehrschichtig wird. Es haben sich auf der einen Seite unterhalb des Vegetationspunktes schon drei Blätter gebildet, von denen das unterste ganz rudimentär war. Eine ältere Keimpflanze ist in Fig. 8 abgebildet, hier ist der obere Teil der Keimscheibe stark nach einer Seite hin gekrümmt. Der „Flügel“ der Keimpflanze geht auch hier unmittelbar in die Keimscheibe über. In beiden eben angeführten Fällen entsteht also der Vegetationspunkt nur an einer Seite der Keimscheibe. Daß aber auch hier eine zweiseitige Entwicklung eintreten kann, zeigt folgender interessanter Fall. An einem jungen Pflänzchen, welches an dem interkalar entstandenen Vegetationspunkt schon Blätter angelegt hatte, war bei der Beobachtung eine Verletzung eingetreten, es wurde kurz unter dem auf der einen Seite entstandenen Vegetationspunkt abgedrückt. Der Vegetationspunkt war dadurch verletzt, die schon angelegten Antheridien starben ab. Infolge davon bildete sich auf der anderen Seite ein Vegetationspunkt aus, außerdem auch ein weiterer oberhalb des auf der verletzten Seite abgestorbenen. Es darf also wohl gesagt werden, daß gewöhnlich der zweite interkalare Vegetationspunkt korrelativ von dem andern unterdrückt wird; unter besonders günstigen Umständen werden sich auch hier beide Vegetationspunkte entwickeln können.

Die soeben gegebene Schilderung des Wachstums der Keimscheibe stimmt einerseits überein mit der früher von mir mitgeteilten und ebenso mit den Angaben von Morten Porsild, nicht dagegen mit denen von Solms-Laubach. In seiner ersten Mitteilung schildert dieser bei Riella Parisii (= Clausonis) die Entstehung der Keimscheibe (die er Protonema nennt) und gibt an, daß sie bald ihr Wachstum einstelle. Seine Abbildung Fig. 1 zeigt nun deutlich, daß an der Basis der Keimscheibe noch Teilungen vorhanden sind, während die Spitze schon in den Dauerzustand übergegangen ist. An dem basalen Teile sollen dann rechts und links „ohrenartige (aber flache!) Fortsätze“ hervortreten, die sich zu den Thallussprossen entwickeln. Aus deren Oberkante gehe später der rein dorsale Flügel aus der Unterkante der blättertragende Stamm (die Rippe) hervor. Eine der Anlagen bleibt bald stehen, während die andere sich weiter entwickelt. Bei den zahlreichen untersuchten Keimpflanzen von R. helicophylla (und Paulsenii) war — wenn sie normal entwickelt waren — von diesen „ohrenartigen Fortsätzen“ nie etwas zu sehen. Stets ging die Keimscheibe unmittelbar in die junge Pflanze über. Wie Solms' Beobachtung vielleicht zu deuten ist, kann erst unten erörtert werden.

In seinem Referate über die Porsildsche Arbeit sagt dann Solms-Laubach weiter: „Wenn Goebel seinerzeit sagte: „wir haben uns den Vorgang offenbar so vorzustellen, daß ursprünglich die ganze Zellfläche meristematisch ist, daß aber nur der unterhalb der Verbreiterung liegende Teil embryonalen, d. h. Vegetationspunktcharakter behält und zwar entweder nur auf einer oder auch auf beiden Seiten“, so heißt das doch mit andern Worten: „In dem Protonema war ursprünglich eine interkalare Wachstumszone vorhanden, die ihre Tätigkeit bis auf einen oder zwei randständige Punkte einstellt. Diese Punkte aber sind es, welche dem einen oder den beiden Riellasprossen

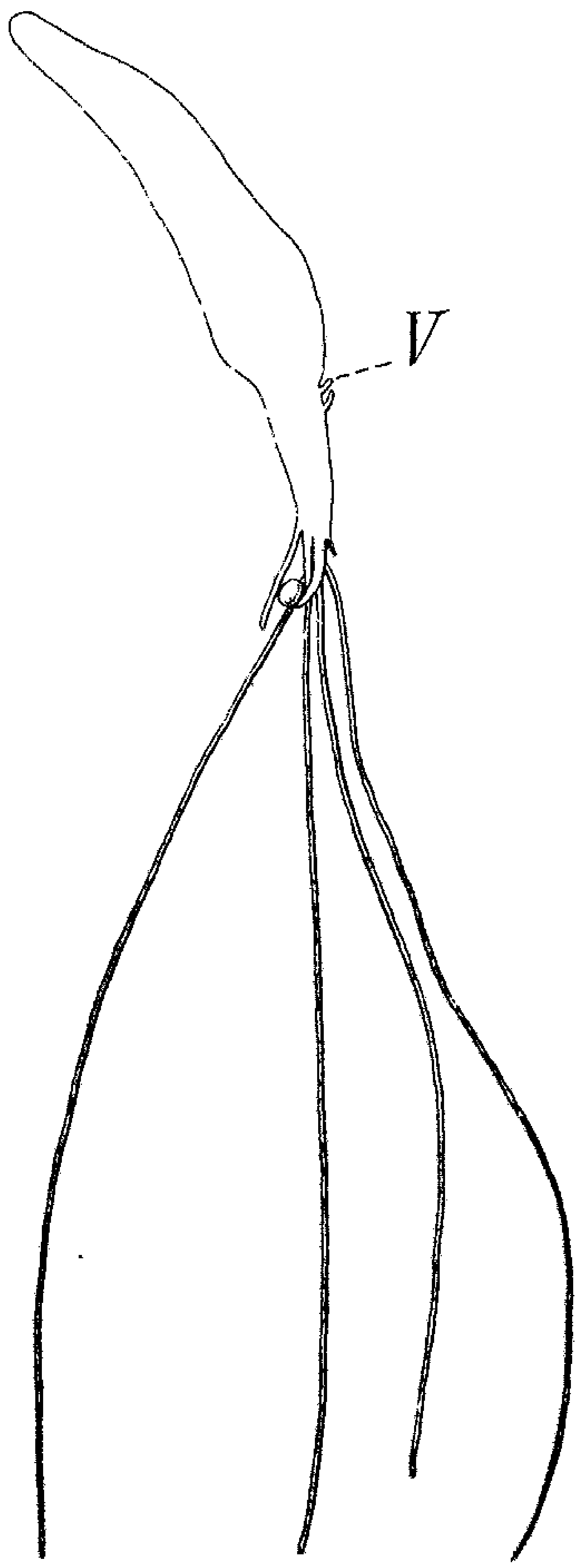


Fig. 7. R. helicophylla. Keimpflanze älter als die in Fig. 6 abgebildete bei schwacher Vergrößerung. V Vegetationspunkt, unterhalb dessen zwei Blättchen sichtbar sind.

den Ursprung geben etc.“ Dazu bemerke ich, daß Solms dabei nicht mit „andern Worten“ meine Darstellung wiedergibt, sondern an deren Stelle etwas von mir nicht Gesagtes.

Meine Angabe lautete doch dahin, daß die ganze Scheibe ursprünglich aus teilungsfähigen Zellen bestehe, daß aber im oberen Teil der Scheibe die Zellen in den Dauerzustand übergehen und nur an dem unteren Ende der Verbreiterung die Zellen (speziell randständige) ihre Teilungsfähigkeit beibehalten, daß „ursprünglich“ eine interkalare Wachstumszone vorhanden gewesen sei, habe ich nirgends gesagt, und ich glaube auch nicht, daß meine Darstellung bei andern einer mißverständlichen Auffassung begegnet ist. Namentlich scheint mir eine solche ausgeschlossen durch den von mir[1]) gezogenen Vergleich der Riellaentwicklung mit der Brutknospenbildung von Marchantia und Lunularia. Diese Brutknospen stehen bekanntlich auch vertikal, wie die Keimscheiben von Riella. Sie bestehen anfangs aus embryonalen Zellen, von diesen gehen auch alle in den Dauerzustand über mit Ausnahme der beiden seitlichen Stellen, aus denen die zwei Vegetationspunkte entstehen, die sich dann später zu je einem neuen Thallus weiter entwickeln. Nur geschieht dies bei den genannten Marchantieen bekanntlich erst nachdem die Brutknospen sich abgelöst haben und durch die Lage an den Vegetationspunkten Dorsiventralität induziert worden ist, während bei Riella die Entwicklung in der Vertikalebene weitergeht. Die Marchantiabrutknospen sind morphologisch verschieden aufgefaßt worden, aber soweit ich sehen kann, hat niemand sie als etwas von den aus ihnen hervorgehenden beiden Thallis Verschiedenes betrachtet. Pfeffer[2]) sagt: „Ihrem morphologischen Ursprung nach sind also die Brutknospen Trichome, haben aber außerdem den Wert eines kleinen Thallus, der im ausgebildeten Zustand eine in der Mitte aus mehreren Zellschichten bestehende Scheibe vorstellt mit zwei, rechts und links vom Stiele gelegenen Einbuchtungen, in welchen die beiden Vegetationspunkte liegen. Die aus diesen sich entwickelnden opponierten Sprosse sind wenigstens in bezug auf die Achse der Brutknospe als Seitensprossen anzusprechen.“ Der letzteren Bezeichnung gegenüber ist hervorzuheben, daß man von einer „Achse“ eigentlich erst dann sprechen kann, wenn ein Vegetationspunkt ausgebildet ist. Die Pfeffersche Auffassung würde also berechtigt sein, wenn ursprünglich ein apikaler

---

[1]) Organographie, pag. 335.

[2]) Pfeffer, Studien über Symmetrie und spezifische Wachtumsursachen. In Sachs, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, I, 1 (1871), pag. 79.

Vegetationspunkt vorhanden wäre, an dem nun eine Verzweigung durch Bildung eines Mittellappens eingeleitet würde. Dies ist aber nicht der Fall. Ursprünglich, so lange die junge Brutknospe noch panmeristisch ist, hat sie wohl einen Anheftungspunkt, aber keine Achse, eine Anschauung, für welche namentlich auch die Regenerationserscheinungen sprechen¹). Es dürfte deshalb zutreffender sein, die Brutknospen als Keimscheiben zu betrachten, welche zur Bildung zweier Thalli aufgebraucht werden: ganz ähnliche Doppelbildungen habe ich früher in den Brutknospen einiger Lejeunien nachgewiesen²), nur daß diese nicht vertikal stehen. Daß an dem Brutknospenkörper selbst bei Marchantia und Lunularia nicht die Ausbildung von Luftkammern auftritt, ist kein Grund gegen diese Auffassung. Denn auch an den aus den seitlichen Vegetationspunkten hervorgegangenen Thallis unterbleibt diese Ausbildung zunächst, auch geht der junge Thallus allmählich in den Brutknospenkörper über; bei Riella ist die Keimscheibe später, wie wir sehen werden, bald mehr, bald weniger scharf von dem Thallus abgegrenzt.

Auch bei den Marchantiaceenbrutknospen entstehen also die Vegetationspunkte interkalar. Ihre vertikale Stellung bringt es mit sich, daß sie oben und unten Dauergewebe zeigen, während rechts und links die Zellen embryonal bleiben. Dasselbe zeigt die Riellakeimscheibe, die auch nichts anderes ist als ein rudimentäres Doppelpflänzchen, an welchem die Überwölbung des Vegetationspunktes durch den Flügel, die man auch später noch wahrnehmen kann (z. B. Fig. 8) von vornherein auftritt. Das hindert nicht, daß wir, wie schon die Stellung der Geschlechtsorgane zeigt, die Flügelkante als der Thallusoberseite, den mit den „Blättern" besetzten Teil als der Thallusunterseite einer Marchantia entsprechend betrachten (vergl. das Schema Fig. 140 in Organographie, pag. 246). Auch wurde früher schon hervorgehoben (Archegoniatenstudien IV, a. a. O. pag. 107), man werde annehmen dürfen, daß der interkalare Vegetationspunkt seine Lage einer durch die Flügelbildung eintretenden frühzeitigen Verschiebung verdanke. Das soll im folgenden durch Verfolgung der allmählichen Herausbildung der Pflänzchen aus der Keimscheibe noch näher begründet werden. Hier sei nur noch angeführt, daß aus den Abbildungen ohne weiteres hervorgeht, daß

---

1) Vergl. Vöchting, Über die Regeneration bei den Marchantiaceen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, XVI (1885).

2) Vergl. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, VII, pag. 50 und 56. Gewöhnlich entwickelt sich aus der Brutknospe hier nur ein Thallus, der offenbar ähnlich wie bei Riella die Anlegung des andern korrelativ hemmt.

meine frühere Angabe (a. a. O. pag. 107), „daß die Entwicklung des Thallus hier von vornherein nicht in der Horizontal-, sondern in der Vertikalebene erfolgt“, durchaus zutreffend ist. Solms-Laubach hatte das bestritten[1]), Porsild meine Angaben bestätigt. Solms eigene Abbildung zeigt übrigens, daß auch bei „Riella Parisii“, welche er untersuchte, die Pflanzen sich von Anfang an in der „Profilstellung“ entwickeln; eine solche Profilstellung läge selbstverständlich ja auch dann vor, wenn die Längsachse des Pflänzchens später sich horizontal einstellen sollte; ich möchte hierfür auf das früher von mir gegebene Schema verweisen[2]). Wir werden übrigens bei Besprechung der Regenerationsvorgänge sehen, daß auch sonst aufwärts wachsende Riellen wie R. Clausonis einen Thallus bilden können, der im Schlamme kriecht, bei welchem also die Längsachse horizontal steht, trotzdem bleibt die Profilstellung des Thallus gewahrt.

Untersuchen wir die weitere Entwicklung der Keimpflanze, so wird dabei namentlich auch die einzige Differenz zu besprechen sein, welche zwischen Porsilds Auffassung und der meinigen besteht. Mit mir übereinstimmend gibt Porsild an, daß „Primordiallobus“ (Keimscheibe) und Dorsalflügel des jüngeren Pflänzchens in einer Ebene liegen. „Dadurch“, fährt er fort, (a. a. O. pag. 446) „erklärt sich, daß Goebel, welcher weitere Stadien nicht zur Verfügung hatte, den Primordiallobus fälschlich für eine Flügelanlage ansehen konnte.“ Ich hatte angegeben, man könne den Flügel nicht, wie Leitgeb meint, als eine Wucherung der Mittelrippe betrachten, da er schon vorhanden sei, ehe diese angelegt werde. Dieser Meinung bin ich auch jetzt noch, nachdem mir ein viel reicheres Material vorlag als früher. Der Flügel ist nicht eine Wucherung der Mittelrippe, sondern bildet sich gleichzeitig mit dieser an der Keimscheibe aus. Die Verschiedenheit in der Auffassung läßt sich auch so ausdrücken: Solms und Porsild fassen die Riellapflanze als etwas von der Keimscheibe (dem „Primordiallobus“) verschiedenes auf, nach ihnen ist die Riellapflanze sozusagen eine Neubildung an der Keimscheibe; nach meiner Meinung dagegen findet eine Weiterentwicklung der Keimscheibe zur Pflanze statt, und wenn zwischen beiden eine Abgrenzung auftritt, beruht sie nur auf Verschiedenheiten in der Wachstumsverteilung, nicht in dem sonstigen Verhalten. Solms hat seiner Auffassung auch dadurch Ausdruck gegeben, daß er die Keimscheibe als „Protonema“ bezeichnete. Wie also etwa an dem Flächenprotonema

---

1) Botan. Zeitung 1903, II, pag. 195.

2) Organographie, pag. 73, Fig. 41. Dieselbe Abbildung auch a. a. O. pag. 246.

eines Sphagnum als Neubildung mit ganz anderem inneren Aufbau ein Sphagnumstämmchen auftritt, würde sich, wenn ich die Meinung der genannten Autoren richtig verstehe, an der Keimscheibe von Riella die Riellapflanze gleichfalls als etwas von dieser verschiedenes ausbilden. Sie fassen also die Entwicklung auf als eine „heteroblastische", ich als eine „homoblastische", eine Auffassung, welche nicht nur durch die Verfolgung der Keimungsgeschichte, sondern auch durch die Betrachtung der Regenerationserscheinungen und den Vergleich mit der, Riella nahe verwandten, Gattung Sphaerocarpus gestützt werden soll.

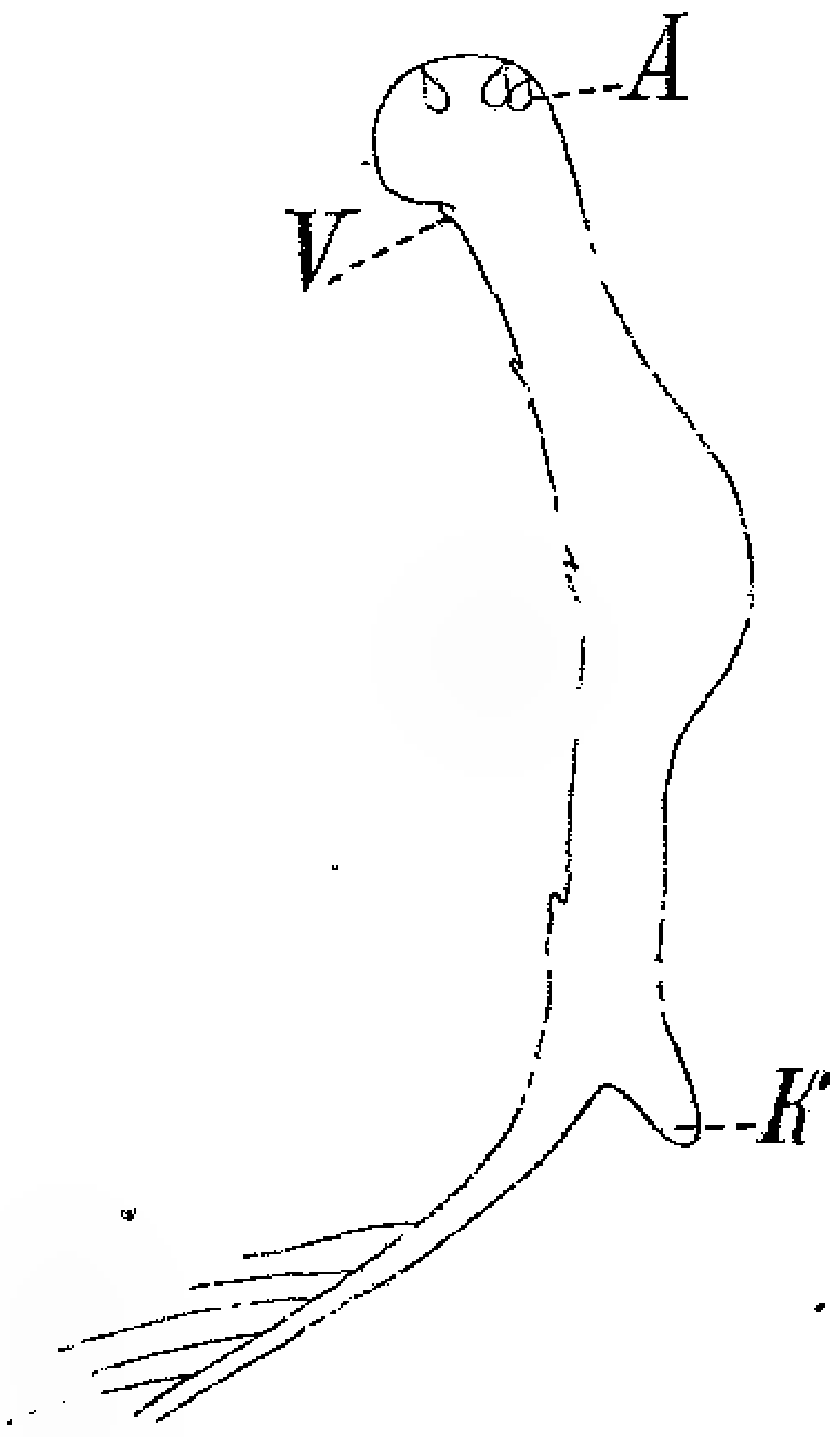


Fig. 8. Riella helicophylla. Männliches Pflänzchen. *K* Keimscheibe, *A* Antheridien, *V* Vegetationspunkt. (Schwach vergr.)

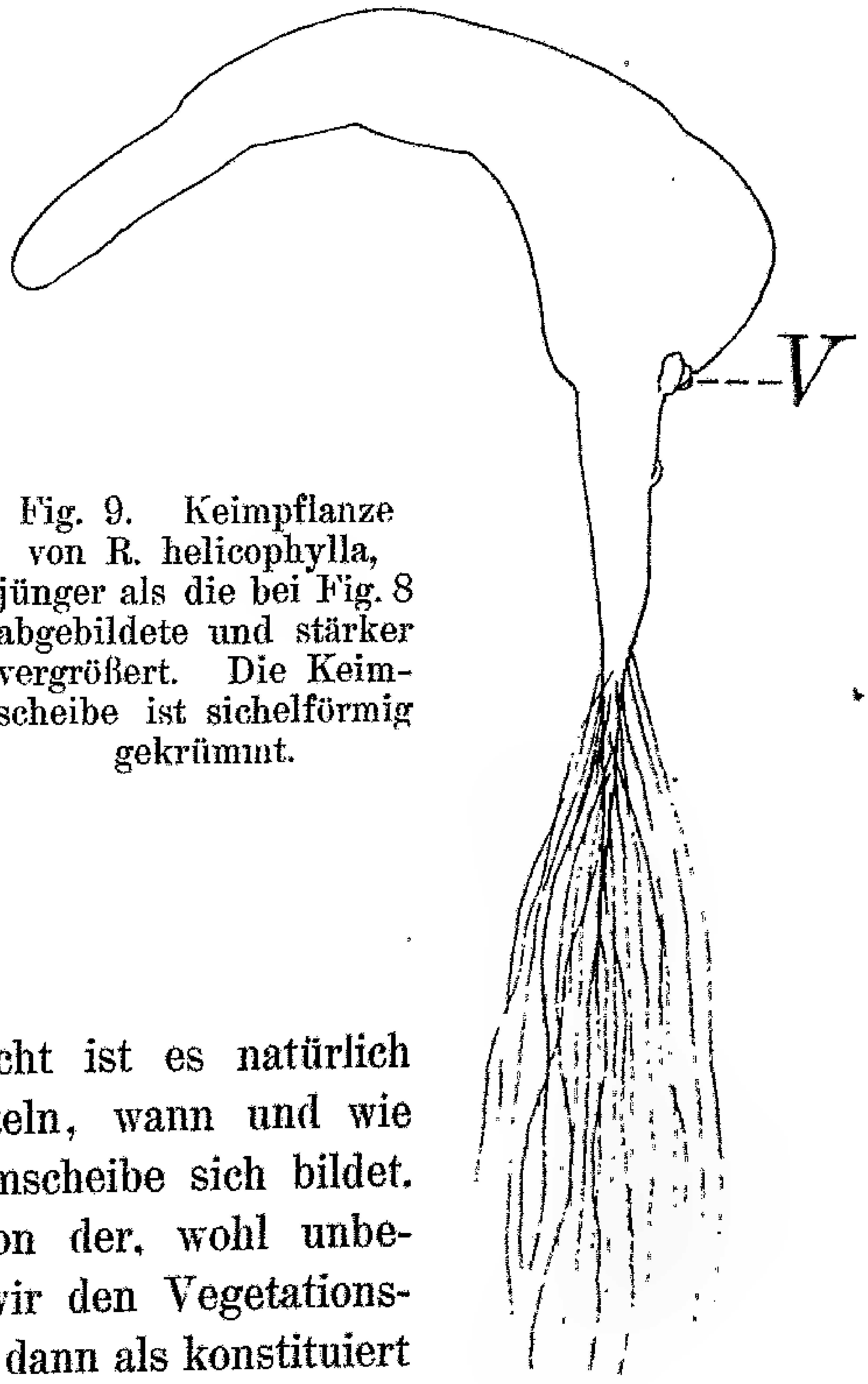


Fig. 9. Keimpflanze von R. helicophylla, jünger als die bei Fig. 8 abgebildete und stärker vergrößert. Die Keimscheibe ist sichelförmig gekrümmt.

In erstgenannter Hinsicht ist es natürlich besonders wichtig, zu ermitteln, wann und wie die Riellapflanze an der Keimscheibe sich bildet.

Ich gehe dabei aus von der, wohl unbestreitbaren, Annahme, daß wir den Vegetationspunkt des jungen Pflänzchens dann als konstituiert zu betrachten haben werden, wenn unterhalb desselben Blattanlagen auftreten, während nach obenhin der Flügel sich anschließt.

Die Blattanlagen treten nun bei Riella helicophylla auf zu einer Zeit, wo die Rippe noch garnicht vorhanden ist, und der Flügel ohne wahrnehmbare Grenze in die Keimscheibe übergeht. Ein solches Stadium stellt Fig. 7 dar. Das ganze Pflänzchen besteht aus einer Zellschicht. Ein Zellnetz abzubilden ist nicht notwendig, denn dies würde ganz dem in meiner früheren Arbeit (a. a. O., Fig. 23, pag. 106) entsprechen. Wir haben hier also das Pflänzchen konstituiert: Es besitzt einen Vegetationspunkt und oberhalb desselben einen Flügel, der aber ohne irgend sichtbare Grenze in die Keimscheibe übergeht. Unterhalb des Flügels findet die Blattbildung statt, später entsteht hier ein mehrschichtiges Stämmchen. Im späteren Stadium ist bei Riella helicophylla die Keimscheibe meist noch deutlich unterscheidbar. So zeigt z. B. Fig. 9 eine männliche Pflanze, an deren Basis bei *K* die Keimscheibe vorspringt.

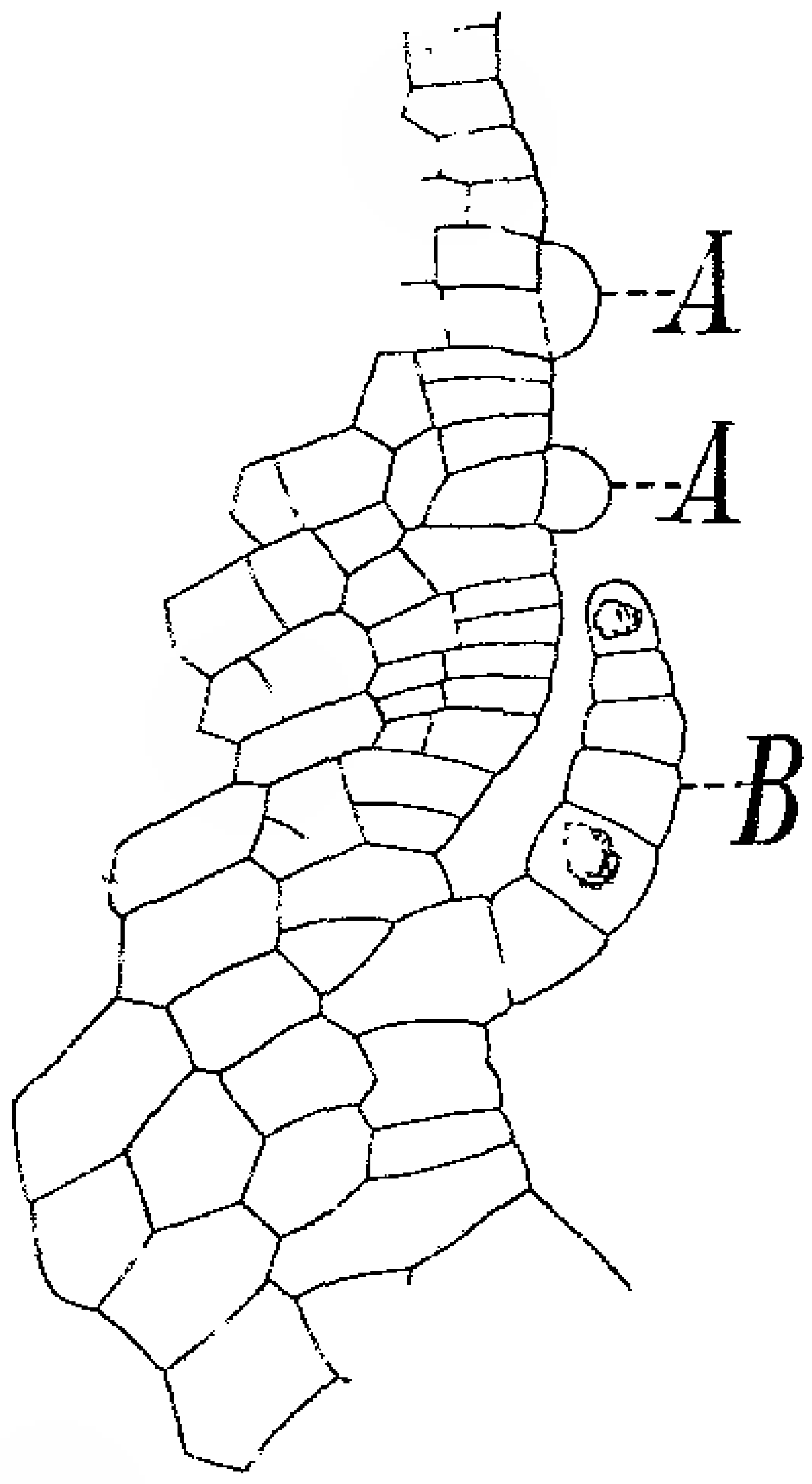


Fig. 10. Vegetationspunkt einer männlichen Pflanze. *A* junge Antheridien, *B* Blatt (letzteres im optischen Längsschnitt).

Es ist leicht verständlich, daß es von der Art der Wachstumsverteilung abhängt, ob die Keimscheibe auch später allmählich in den Flügel übergeht oder sich von ihm abhebt[1]. An den Adventivsprossen von R. Clausonis ist z. B. das Erstere der Fall, der letztere wird um so eher eintreten, je länger und schlanker die Keimscheibe ist. Ich sehe also keinen Grund dafür ein, meine frühere Auffassung der Keimscheibe und der Art, wie sie zur Pflanze auswächst, zu modifizieren.

Solms-Laubach legt dann noch eine Lanze für die keilförmige Scheitelzelle bei Riella ein, während Porsild (in Übereinstimmung mit meinen früheren Angaben) angibt, daß die (keilförmige) Scheitelzelle normal bis zu recht vorgeschrittenen Entwicklungsstadien fehle, und nur bei kräftig vegetierenden Arten sich zuweilen an der Übergangsstelle von Stengel und Flügel erkennen lasse. Mich interessierte diese Frage nicht, ich habe sie deshalb auch nicht näher untersucht und möchte nur darauf hinweisen, daß der in Fig. 10 abgebildete Vegetationspunkt einer männlichen Pflanze sicher keine keilförmige Scheitelzelle besaß; es stimmt das mit Porsilds Angabe überein.

Die bisherige Schilderung bezieht sich auf gut ernährte, normale Keimlinge. Sind die Ernährungsbedingungen ungünstig, so treten abnorme Wachstumserscheinungen ein, welche verschieden ausfallen, je nach dem Alter und der sonstigen Beschaffenheit der betreffenden Keimscheibe.

---

[1] Vielfach findet man die Keimscheibe sichelförmig gekrümmt, wobei die konvexe Seite der Pflanze zugekehrt ist. Diese Seite hat sich also nach Anlegung der Pflanze noch gestreckt (Fig. 9).

Diese kann an ihrer Spitze wieder zur Bildung eines Keimfadens zurückkehren, wie ein solcher ja aus der Spore zunächst hervortritt. Dies entspricht einer auch für andere Lebermoose bekannten Erscheinung, bezüglich deren ich wohl auf früher Gesagtes[1]) verweisen darf. Der sekundäre Keimfaden kann dann an seiner Spitze wieder zu einer Keimscheibe werden.

Eigentümlicher ist die Erscheinung, wenn ohne Auftreten eines Keimfadens Neubildung einer Keimscheibe stattfindet. Es

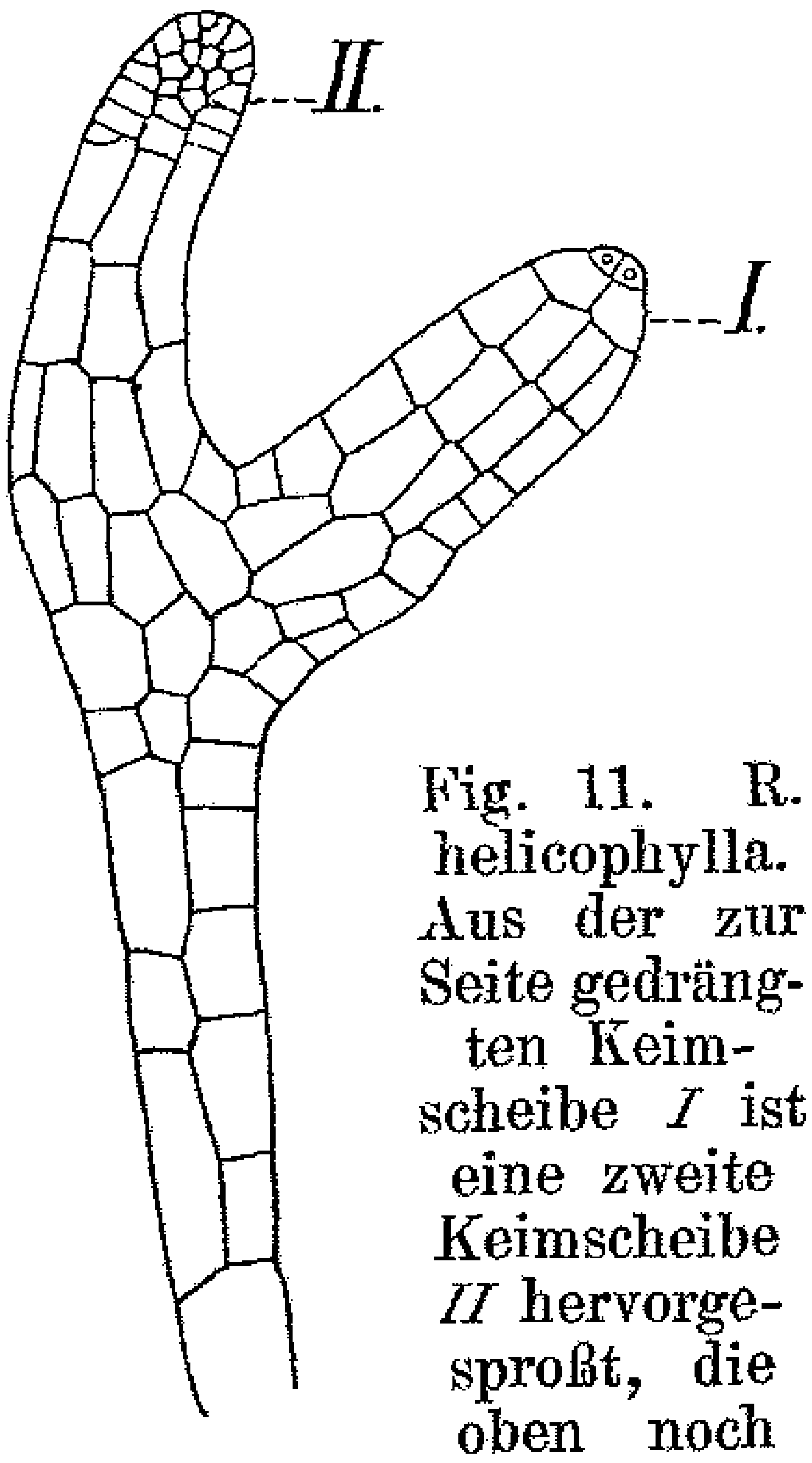


Fig. 11. R. helicophylla. Aus der zur Seite gedrängten Keimscheibe *I* ist eine zweite Keimscheibe *II* hervorgesproßt, die oben noch meristematisch ist, während die Zellen von *I* alle in den Dauerzustand übergegangen sind.

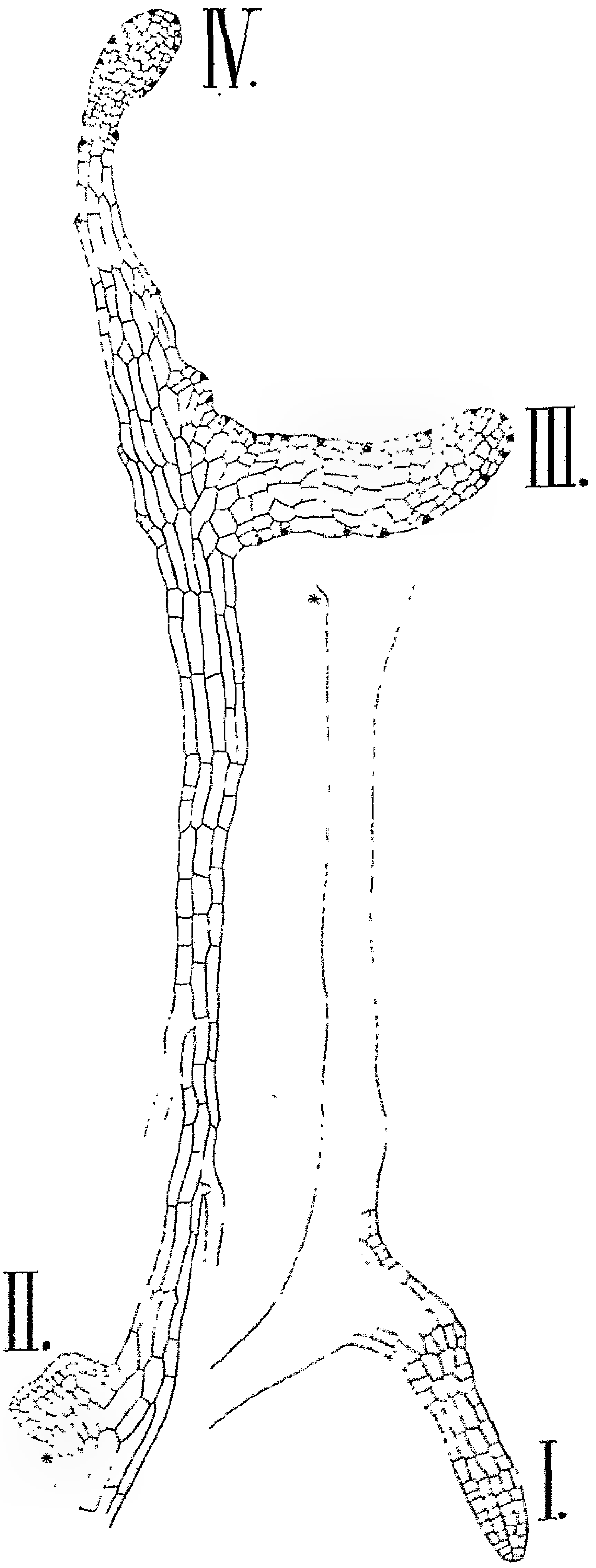


Fig. 12. R. helicophylla. Wiederholte Keimscheibenbildung (die beiden Stücke der Figur sind an den mit * bezeichneten Stellen aneinandergesetzt zu denken), die Keimscheiben sind dem Entstehungsalter nach beziffert.

---

[1]) Organographie, pag. 205.

sproßt dann aus einer Keimscheibe eine zweite hervor, und dieser Vorgang kann sich an der zweiten, dritten usw. wiederholen, so daß Verkettungen von Keimscheiben entstehen, welche ein sehr merkwürdiges Aussehen darbieten (Fig. 12 ). Den Anfang eines solchen Verhaltens stellt Fig. 11 dar. Sie zeigt die zur Seite gedrängte erste Keimscheibe (I), an der die an der Spitze noch meristematische Keimscheibe II aufgetreten ist. Diese ist an dem Punkt der Keimscheibe I entsprungen, an welchem die Zellen ihren meristematischen Charakter am Längsten behalten, derselben Zone also, in welcher, wie oben dargelegt, auch der Vegetationspunkt der Keimpflanze entsteht. Eben durch ihren embryonalen Charakter ist diese Stelle ja für Neubildungen besonders geeignet. Reichen die äußeren Bedingungen für die Anlegung einer Pflanze nicht aus, so ist doch wenigstens die Anlegung einer neuen Keimscheibe möglich; zweifellos hängen ja auch hier die verschiedenen Entwicklungsstadien von verschiedenen äußeren Bedingungen ab, die Streckung des basalen Teiles der neuen Keimscheibe wohl hauptsächlich von der Lichtintensität.

Porsild vermutet von Solms Figur 2, welche die zwei lateralen Ohrenfortsätze zeigt, auf denen die Solms'sche Deutung sich aufbaut, daß diese gar keine Anlagen von Pflanzen seien, wie Solms meint, sondern Adventivsprosse[1]). Ich möchte mich dieser Deutung insofern anschließen, als es mir wahrscheinlich erscheint, daß Solms hier eine in (beiderseitiger) Sprossung begriffene Keimscheibe vor sich hatte. Meine eigene Kultur der Keimlinge von R. Clausonis ging durch einen Zufall leider zugrunde, nachdem die Keimscheiben das in Fig. 3 gezeichnete Stadium erreicht hatten, aber ich zweifle nicht daran, daß sie sich verhalten werden wie die der andern untersuchten Riellen. Wenigstens spricht dafür das unten anzuführende Verhalten bei der Regeneration.

Ähnliche Gebilde: einschichtige Pflänzchen, welche nur mit Rhizoiden, aber keinen Blättern versehen sind, können auch aus den Adventivsprossen von R. Clausonis hervorgehen. ich möchte dafür auf Fig. 13 und deren Erklärung verweisen.

Es handelt sich hier um eine Pflanze, welche in der Keimscheibenform lange weiter gewachsen ist und dabei Adventivsprosse erzeugt hat, die ihrerseits teilweise schon wieder ausgesproßt sind. Solche Formen sprechen, wie mir scheint, weiter dafür, daß die Keimscheibe nichts ist, als eine rudimentäre Riellapflanze oder vielmehr ein Doppelgebilde einer solchen. Man kann auch Riellapflanzen erziehen, welche, nachdem sie schon Blätter hervorgebracht haben, die Blattbildung wieder einstellen und dann ganz ähnlich wie die geschilderten Keimscheiben ohne Blattbildung weiter wachsen. Einen solchen Fall stellt Fig. 14 dar: ein Adventivsproß von dem Stämmchen hat die Blattbildung verloren. Infolge einer Verletzung seines Vegetationspunktes hat er einen neuen Adventivsproß gebildet, der Blätter hervorgebracht hat.

---

[1]) Auch Howe und Underwood haben bei R. affinis zweifellos Sprossungen an der Keimscheibe beobachtet. In ihrer Fig. 34 a. a. O. stellt *c* sicher nicht „the principal growing point“ dar, wie es in der Figurenerklärung auf pag. 224 heißt, sondern eine an der ursprünglichen, zur Seite gedrängten primären Keimscheibe aufgetretene sekundäre.

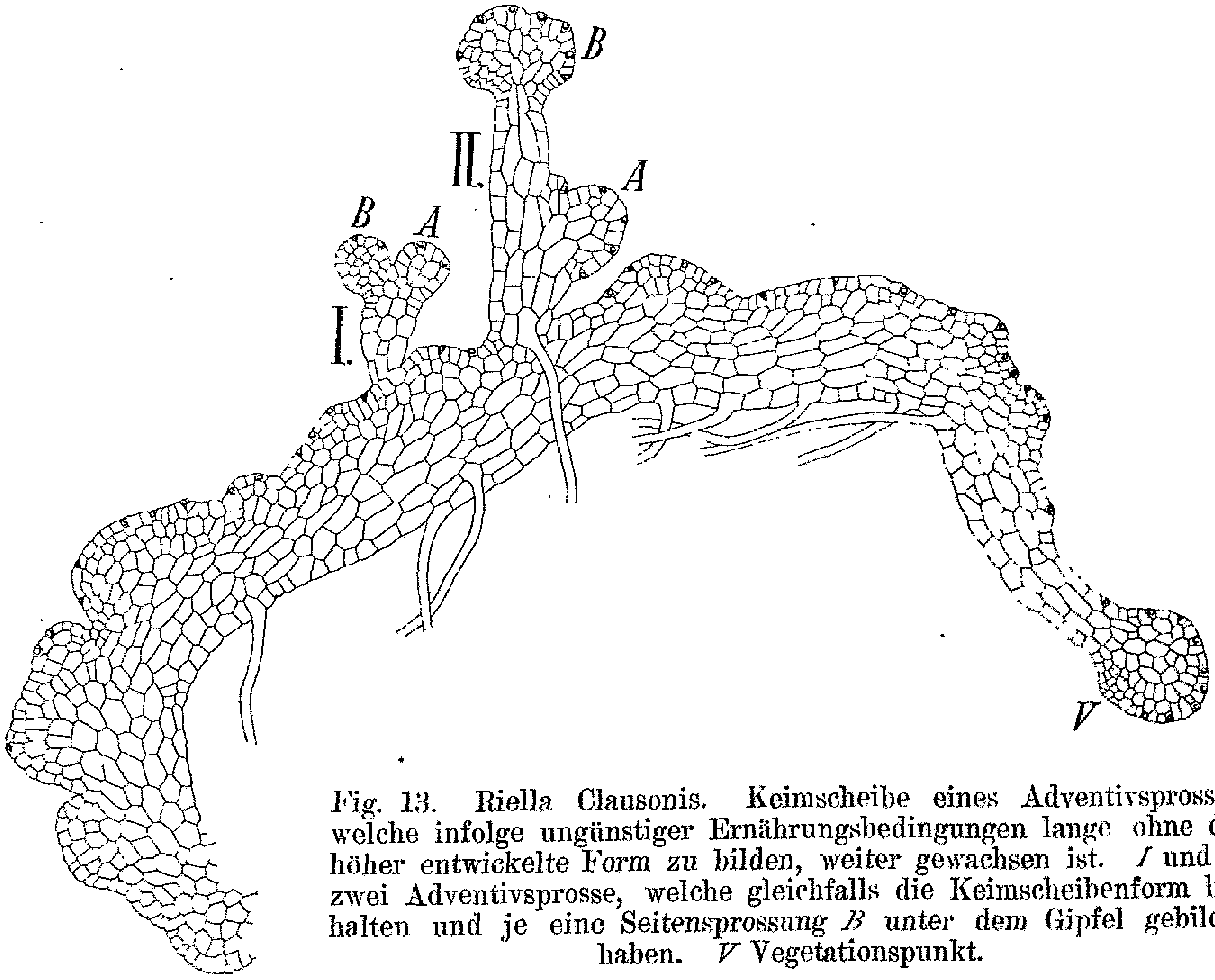


*Fig.* 13. Riella Clausonis. Keimscheibe eines Adventivsprosses, welche infolge ungünstiger Ernährungsbedingungen lange ohne die höher entwickelte *Form* zu bilden, weiter gewachsen ist. *I* und *II* zwei Adventivsprosse, welche gleichfalls die Keimscheibenform behalten und je eine *Seitensprossung B* unter dem Gipfel gebildet haben. *V* Vegetationspunkt.

Das mag überleiten zu einer kurzen Besprechung der Regenerationserscheinungen.

## II. Regenerationserscheinungen bei Riella.

Daß den untersuchten Riella-Arten eine große Regenerationsfähigkeit zukommt, geht schon aus meinen früheren Angaben, sowie denen von Porsild hervor. Es ist dies ja auch weiter nicht zu verwundern, da andere Lebermoose sich ähnlich verhalten. Bei der wasserbewohnenden Riella aber hat die Regenerationsfähigkeit wohl insofern eine größere

Bedeutung, als hier isolierte Teile des Vegetationskörpers leichter verbreitet werden können, als bei einer Landpflanze. Brutknospen habe ich bei den von mir untersuchten Riella-Arten bis jetzt nicht beobachten können, sie sind für R. americana und R. Paulsenii nachgewiesen.

Die Bildung der Adventivsprosse ist nicht in allen Fällen ganz übereinstimmend. Sehen wir zunächst solche an, die an abgerissenen „Blättern", Flügelstücken oder an lebend gebliebenen Teilen älterer aber teilweise abgestorbener Pflanzen von Riella Clausonis auftreten, so ist vor allem hervorzuheben, daß die Entstehung ganz mit den Keimpflanzen übereinstimmt, wenn man sich das Fadenstadium wegdenkt. Es bildet sich zunächst also eine meristematische Keimscheibe (Fig. 15), an welcher in der für die Keimpflanzen beschriebenen Weise ein interkalarer Vegetationspunkt entsteht, wobei die Keimscheibe ohne irgendwelche scharfe Abtrennung in den Flügel übergeht (Fig. 16).

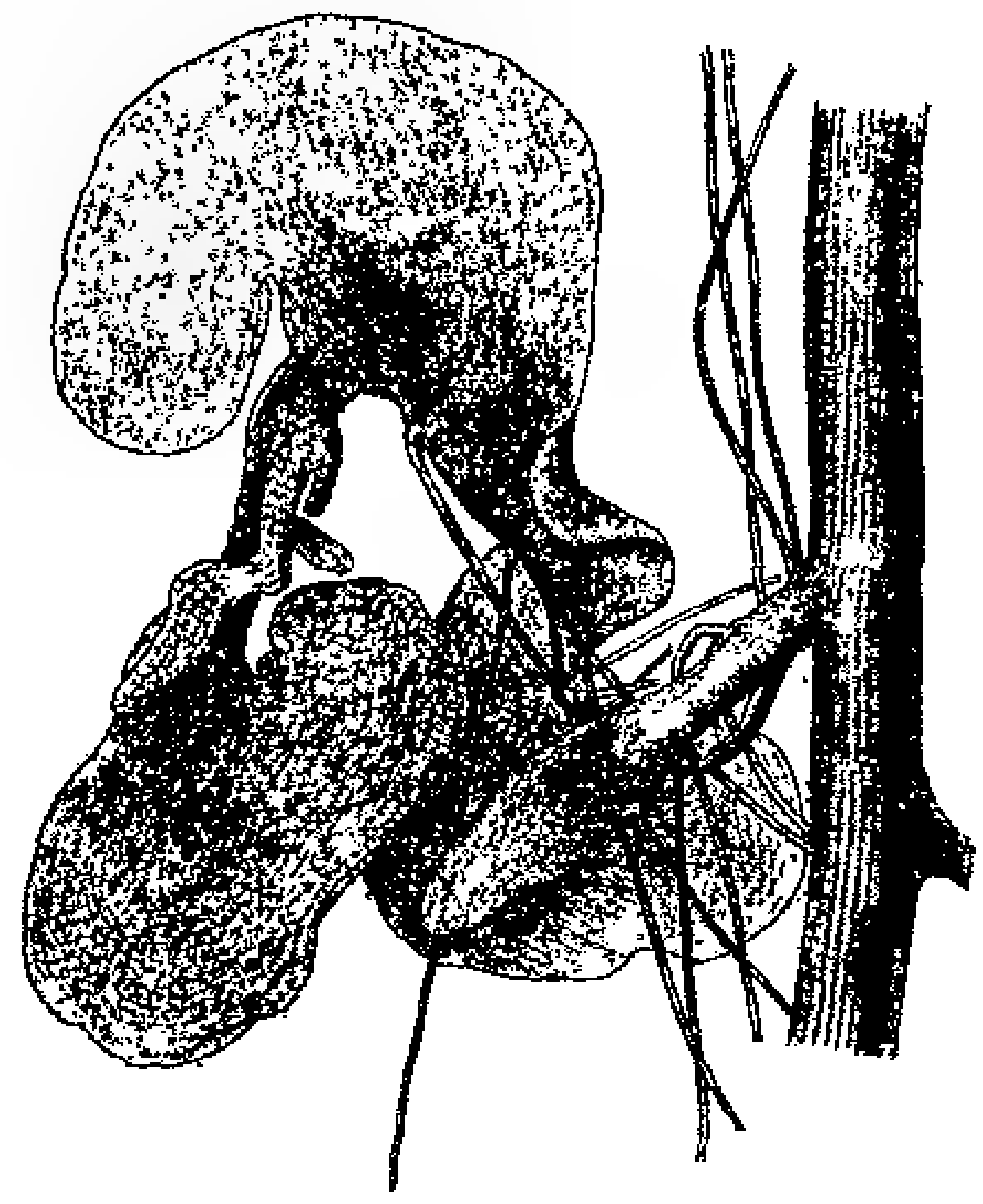


Fig. 14. R. Clausonis. Adventivsproß an einem Stämmchen (dessen Flügel nicht gezeichnet ist). Der Adventivsproß hat Blätter hervorgebracht, die Blattbildung dann aber eingestellt. Sein Scheitel wurde verletzt, infolgedessen entstand darunter ein neuer Adventivsproß.

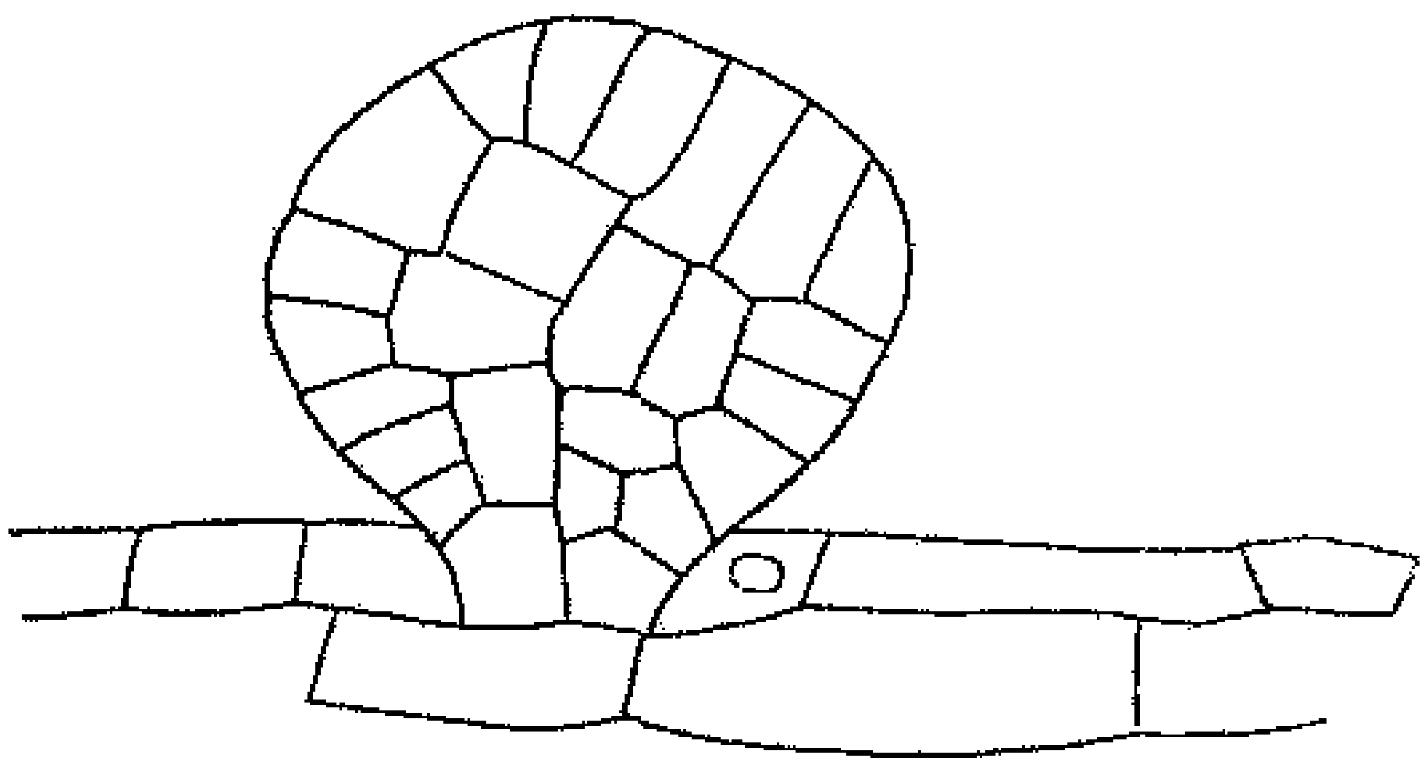


Fig. 15. Riella Clausonis, Adventivsproß (Keimscheibe).

So einfach gebaut sind aber die Adventivsprosse keineswegs immer. Eine Hauptabweichung ist die, daß an einem Adventivsproß statt eines Flügels deren mehrere, in verschiedener Richtung ausgebildete vorkommen, manchmal steht ein Flügel quer zum andern, manchmal sind die Abweichungen in der Richtung weniger stark, so z. B. bei der in Fig. 18 abgebildeten Pflanze.

Das genetische Verhältnis der Flügel zueinander habe ich bei diesen Fällen nicht untersucht, bemerkt sei nur, daß hier offenbar eine ähnlich verursachte Gestaltsveränderung vorliegt, wie etwa die des Auftretens von „Ascidien" an den Blättern von Stockausschlägen von Fraxinus excelsior und anderen Pflanzen, d. h. eine Mißbildung infolge abnormer Ernährung.

Wenn man eine Pflanze köpft, treten Adventivsprosse manchmal ein Stück weit unter der Schnittfläche in größerer Menge am Stämmchen auf, als weiter unten. Indes ist am Stämmchen eine ausgesprochene Polarität nicht vorhanden. Namentlich bei älteren, schon stark geschwächten Stämmchen treten Adventivsprosse auch weit von der Spitze entfernt auf, und dasselbe wurde auch bei manchen ganz gesunden Pflanzen beobachtet. Alle Teile der Pflanze: Flügel, „Blätter und Stämmchen“ können Adventivsprosse bilden. Aber so lange diese Teile im Zusammenhang sind, treten Adventivsprosse normal nur an „Stämmchen“ auf, was mit den bei anderen Lebermoosen zu beobachtenden Regenerationserscheinungen im Einklang steht. Werden doch im Stämmchen die Baustoffe vorzugsweise geleitet und zeitweilig aufgespeichert. Unter günstigen Vegetationsbedingungen erscheinen die Adventivsprosse an geköpften Stämmchen schon nach wenigen Tagen. Nicht alle von den zuweilen in großer Anzahl gelegenen entwickeln sich aber weiter.

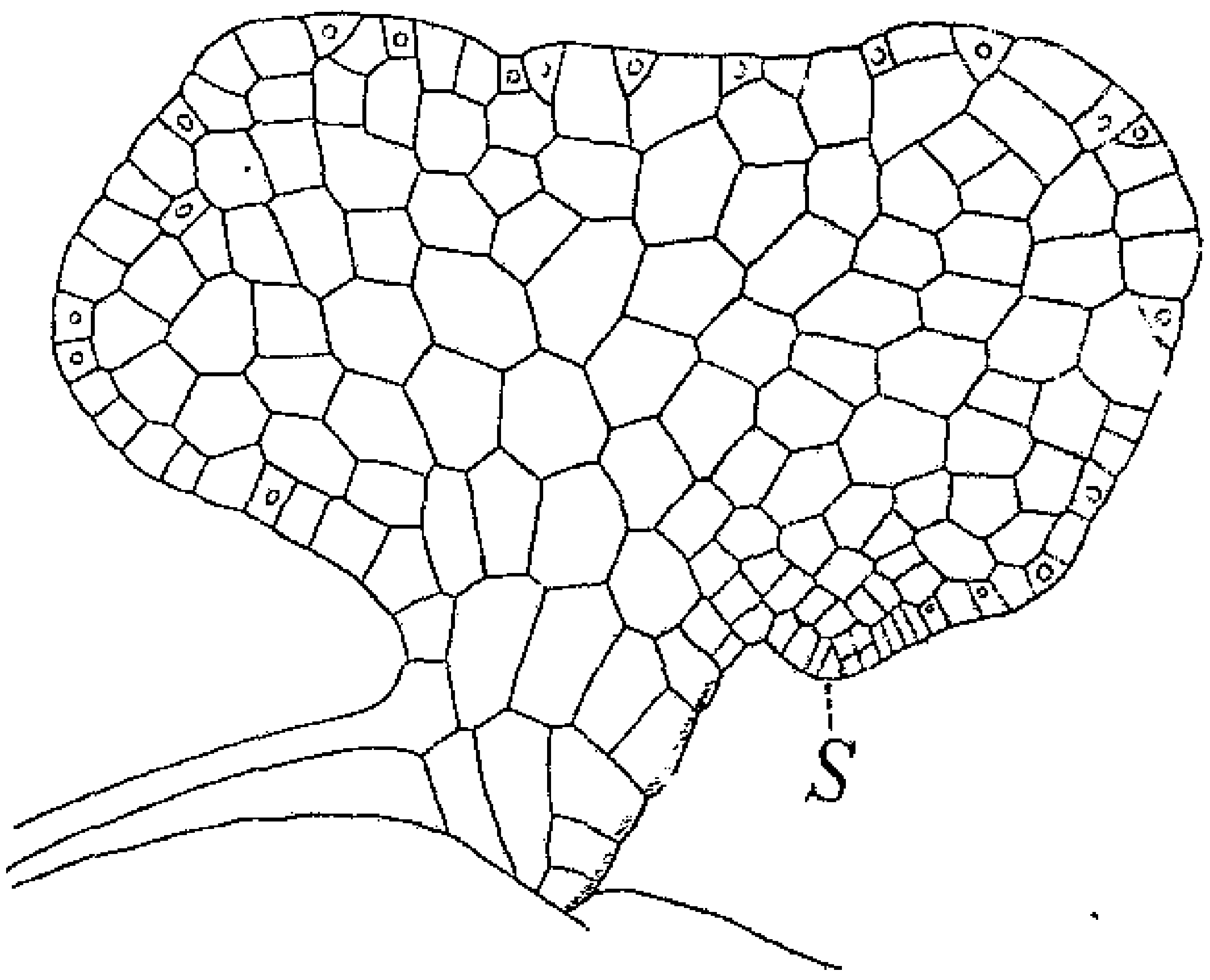


Fig. 16. Riella Clausonis, älterer Adventivsproß. *S* Meristemregion.

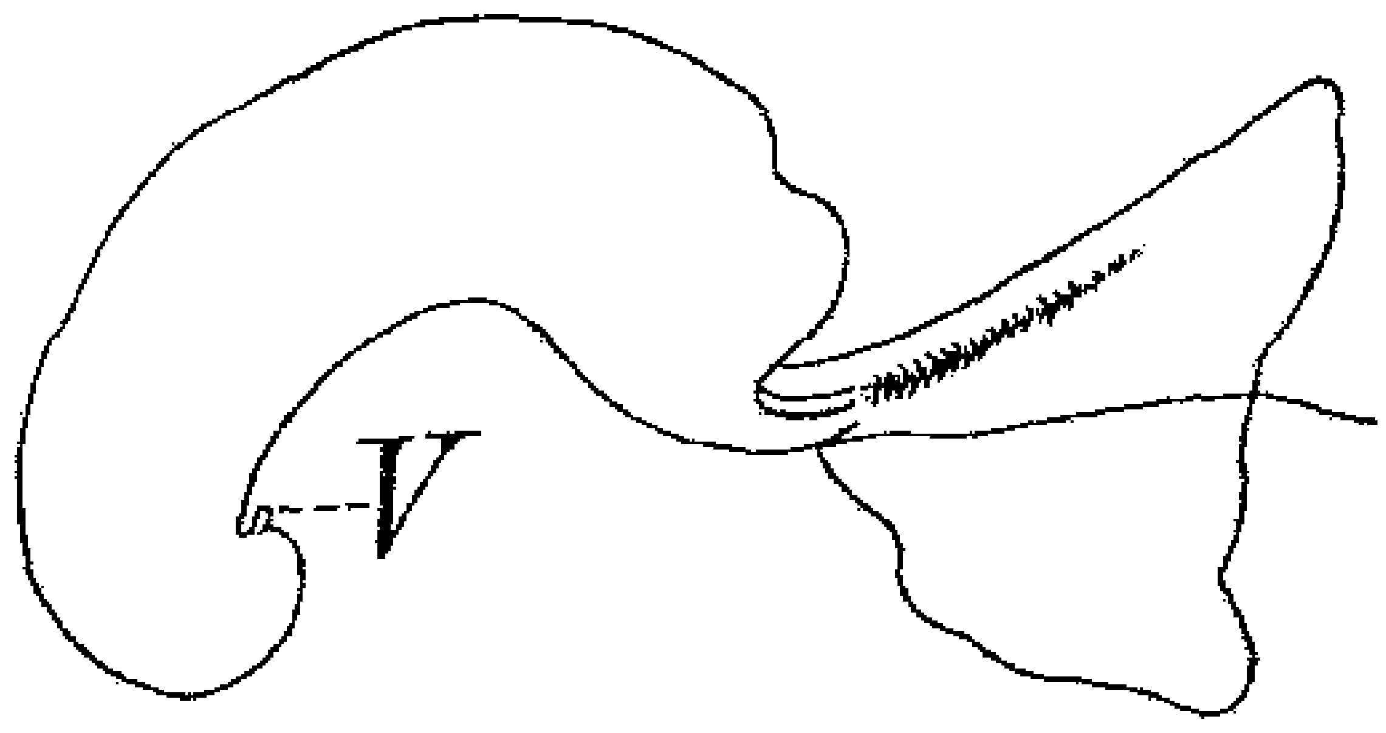


Fig. 17. R. Clausonis, Adventivsproß aus der Rippe eines isolierten Stückes einer Pflanze entspringend, schwach vergrößert.

III. **Einige Bemerkungen über Sphaerocarpus terrestris** mögen hier um so mehr angefügt sein, als die Verwandtschaft dieser Gattung mit Riella öfters, namentlich von Leitgeb, mit Recht betont worden ist. Auf die trotzdem vorhandenen Unterschiede hinzuweisen ist hier nicht erforderlich, erwähnt sei nur, daß die für Riella so charakteristischen Ölzellen bei Sphaerocarpus fehlen, eine Verschiedenheit, die man nicht allzu hoch wird anschlagen dürfen, da unter den Marchantiaceen, z. B. nach W.

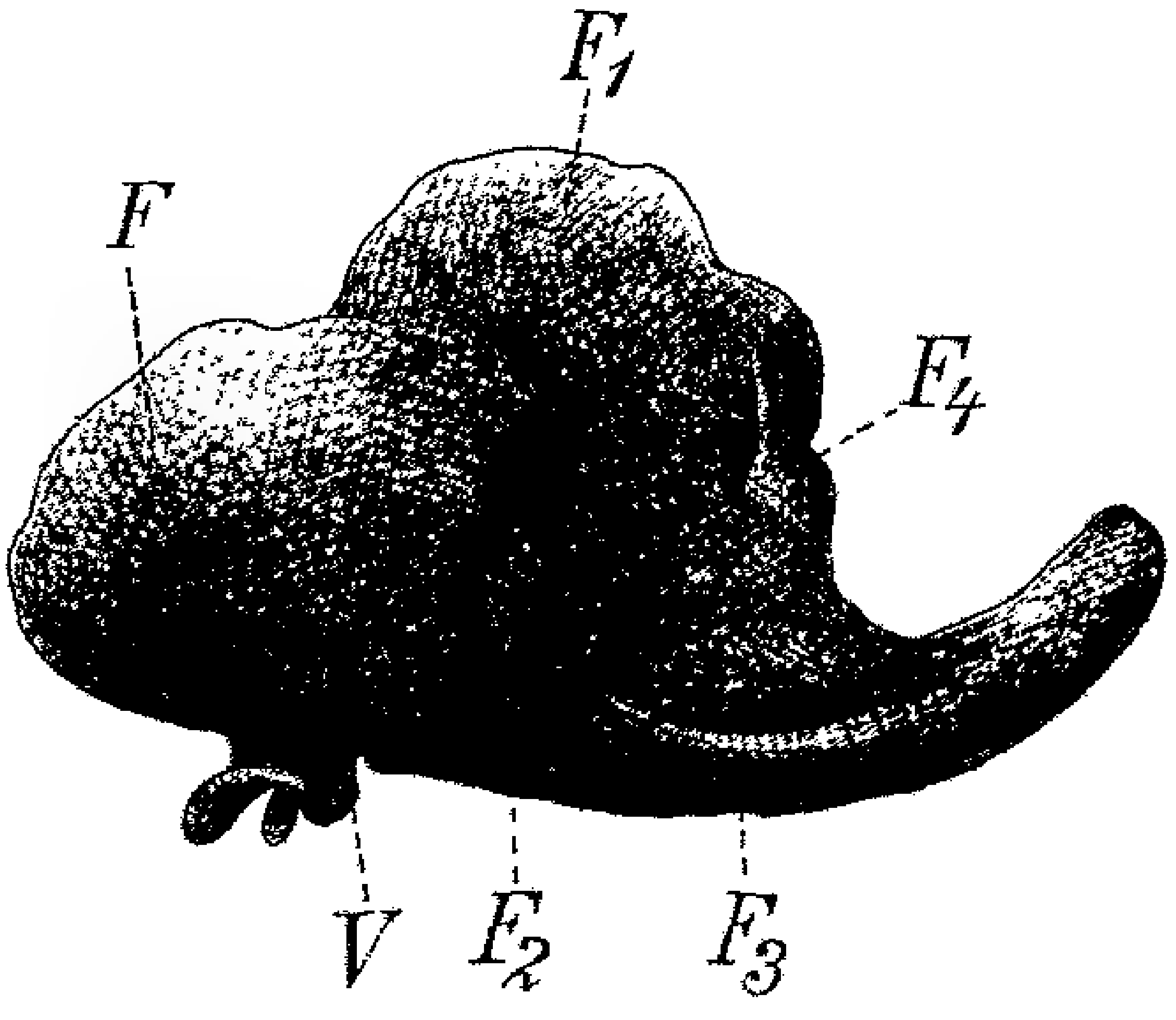


Fig. 18. R. Clausonis, Adventivsproß mit 4 Flügeln. *V* Vegetationspunkt.

v. Küster[1]), Riccia lamellosa Oxymitra und zwei Clevea-Arten auch keine Ölkörper besitzen.

Man könnte geneigt sein, bei Sphaerocarpus teleologisch das Fehlen der Ölkörper mit der kurzen Lebensdauer der Pflanze in Verbindung zu bringen, die einen Schutz gegen Tierfraß weniger notwendig erscheinen lassen würde. Gewöhnlich wird wohl angenommen, daß Sphaerocarpus nach der Sporenreife ganz verschwinde. Indes besitze ich eine Kultur weiblicher Pflanzen, die in Ermangelung von männlichen nicht fruchtet und seit zwei Jahren ununterbrochen üppig weiter wächst und ständig neue Archegonien mit ihren eigentümlichen Hüllen (vergl. das Habitusbild, Organographie, pag. 308 Fig. 202) hervorbringen. Die Archegonien zeigen eine erwähnenswerte Eigentümlichkeit. Schon Leitgeb[2]) hatte angegeben, daß der Archegonienhals in scharfem Bogen gegen die Laubfläche hin gekrümmt sei und das als eine Einrichtung betrachtet, welche die Befruchtung erleichtere. An den von mir untersuchten Exemplaren war die Krümmung noch eine viel beträchtlichere: die Spitze des Archegonienhalses reichte über den Vegetationspunkt hinüber auf die Thallusunterseite herab und dort öffnete sich auch die Spitze des Archegonienhalses. Die Zweckmäßigkeit dieser Krümmung leuchtet ein: auf der Unterseite des Vegetationspunktes werden leicht Wassertropfen haften, die dann, wenn ein männliches Pflänzchen in der Nähe ist, dem Archegonienhals Spermatozoiden zuführen können. Wenn man beobachtet, daß bei Rebouilia, Marchantia u. a. die Archegonienhälse nach oben gekrümmt sind, woher in diesem Falle das Wasser kommt, so liegt es nahe, an eine hydrotropische Erscheinung zu denken, die freilich für die von Leitgeb angeführte Krümmung der Archegonienhälse von Riella Reuteri ausgeschlossen ist, da diese Art wie die andern Riellen im Wasser wächst. Auch bei Sphaerocarpus scheint mir eine hydrotropische Krümmung ausgeschlossen. Denn von Pflanzen, welche in Wasser untergetaucht neue Archegonien gebildet hatten, war deren Krümmung gleichfalls vorhanden, wenngleich zuweilen Unregelmäßigkeiten sich fanden. Ob man etwa an eine durch die Schleimhaare der Unterseite veranlaßte chemotropische Krümmung denken kann, bleibe dahingestellt, jedenfalls dürfte Sphaerocarpus ein günstiges Material zur Untersuchung der Frage darstellen, die bis jetzt experimentell nicht in Angriff genommen worden ist. Möglich wäre es ja auch, daß die Krümmung der Archegonienhälse durch ungleiche Ernährung von seiten des Thallus zustande kommt, wie denn auch die Hüllen, in welche die *Archegonien eingeschlossen werden* auf der dem Vegetationspunkt abgekehrten Seite auf einem bestimmten Entwicklungsstadium gefördert sind; in den Wasserkulturen ist die Öffnung nicht selten nahe der Basis der Hülle, also auf einer Seite statt an der Spitze. Indes wird man zunächst wohl zu entscheiden haben, ob nicht eine von außen kommende richtende Wirkung die Krümmung bedingt. Eine derartige Beeinflussung würde auch verständlich erscheinen lassen, weshalb bei Plagiochasma Aitonia (Fig. 19) der Gipfel des befruchtungsfähigen Archegons gerade die Öffnung der taschenförmigen Hülle erreicht, in welcher die Archegonien eingeschlossen sind.

---

[1]) W. v. Küster, Die Ölkörper der Lebermoose und ihr Verhältnis zu den Elaeoplasten. Inaug.-Diss., Basel 1894.

[2]) a. a. O., IV, pag. 69.

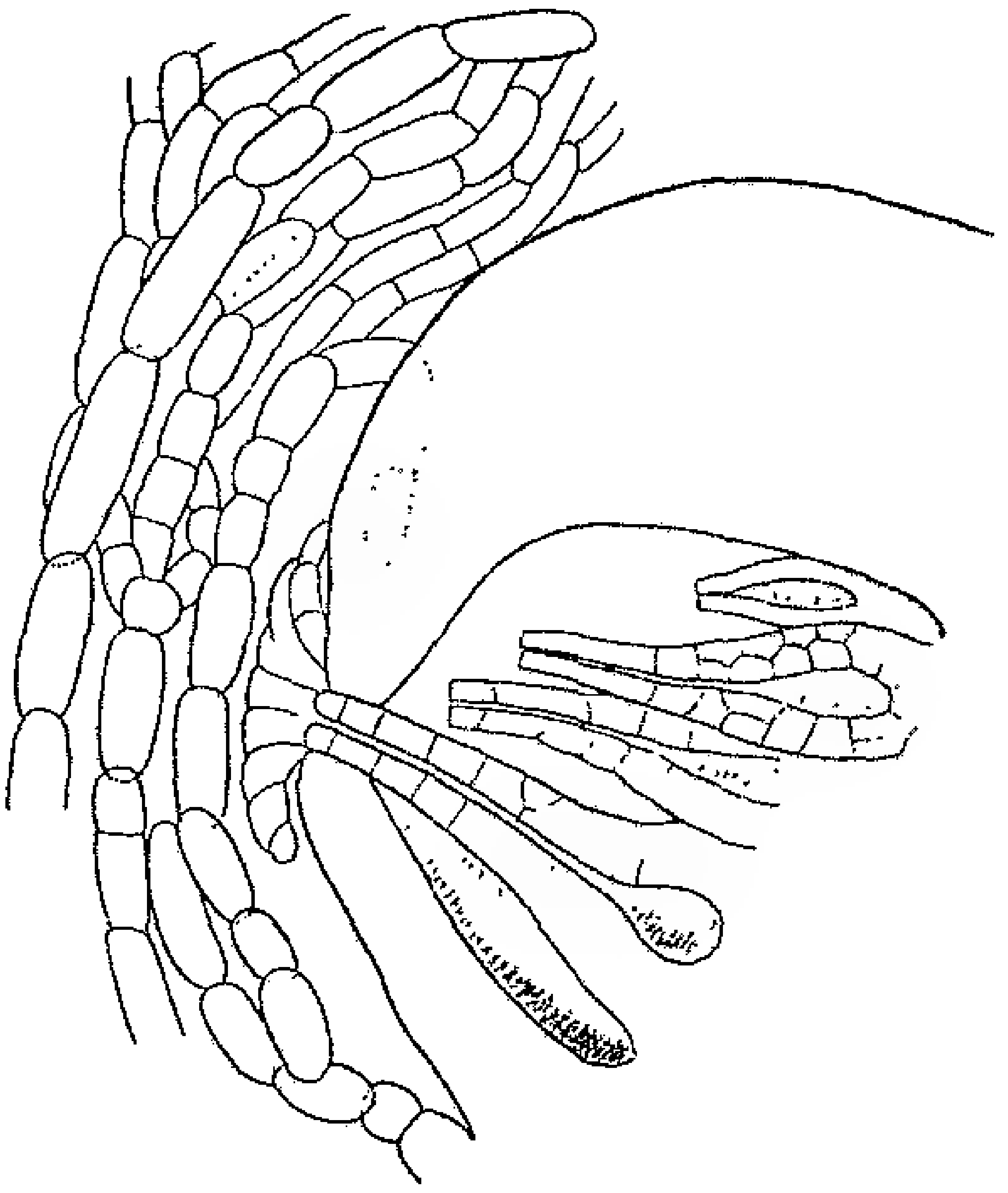


Fig. 19. Plagiochasma Aitonia. Längsschnitt durch eine Archegoniengruppe, welche in einer Grube sich befindet. Die Spitze des Halses des jüngsten Archegoniums ist in die enge Mündung der Grube gewachsen.

Die Keimung von Sphaerocarpus hat Leitgeb beschrieben (a. a. O., pag. 73), sie sei hier deshalb nur insoweit besprochen als sie für den Vergleich mit Riella und die Frage, inwieweit auch hier die Adventivsprosse mit den Keimpflanzen übereinstimmen, in Betracht kommt.

Die Keimung verfolgte ich an in Ischia — wo Sphaerocarpus häufig ist — gesammeltem Material. Eine Übereinstimmung mit Riella besteht darin,

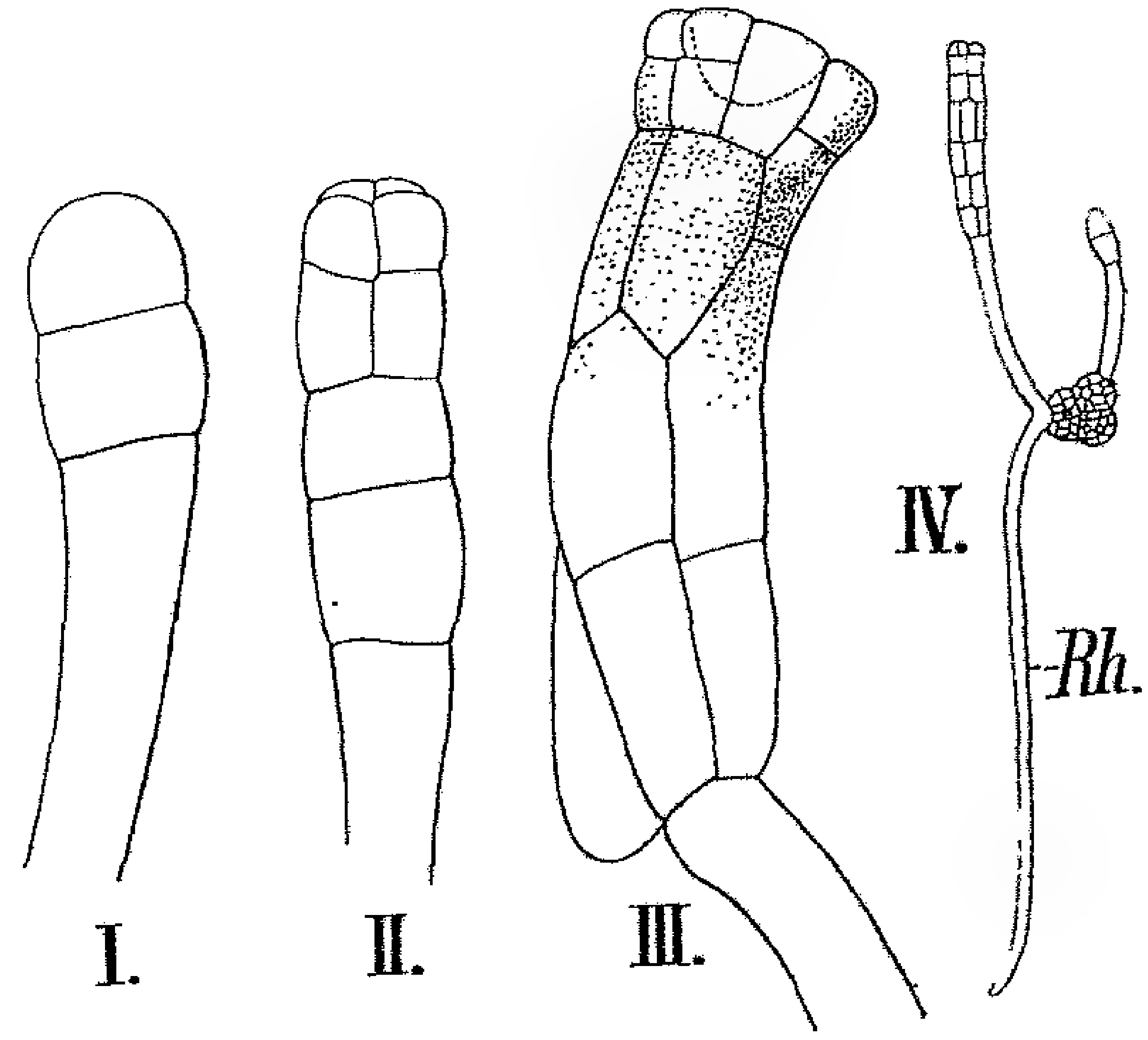


*Fig.* 20. Sphaerocarpus terrestris. I—III die Spitze verschieden alter Keimpflänzchen, bei III ist die am Scheitel befindliche Einsenkung punktiert. IV (bei schwächerer Vergrößerung) Sporentetrade, an der zwei Zellen gekeimt haben; *Rh* Rhizoid.

daß der Keimschlauch aus einer meist scharf umgrenzten, lochartigen Durchbruchstelle aus den äußeren Sporenhüllen hervortritt, und daß das Rhizoid — dessen Entstehung Leitgeb, wie er sagt, dunkel blieb — mit ihm in offener Verbindung steht. Das Protoplasma sammelt sich früh am Ende des Keimschlauchs. Hier treten einige Querteilungen auf, während die der Spore angrenzende Partie des Keimschlauches als lange, ungeteilte meist auch chlorophyllose Zelle sich vom vorderen Ende des Keimschlauchs abhebt. In den hier gelegenen Zellen, namentlich der Endzelle, treten Längsteilungen auf. Sehr früh, schon nach der Quadrantenbildung (Fig. 20, II) tritt auf dem Scheitel des Keimlings eine konkave Vertiefung ein, womit die eigentliche Keimscheibe angelegt ist (Fig. 20, III), an deren Rand sich der Vegetationspunkt des Pflänzchens bildet. Die junge Pflanze hat deshalb aufgestülpte Ränder. Da der Zuwachs später nur vom Vegetationspunkte aus erfolgt, wird die Schüsselform der Keimpflanze bald durch einen mehr flachen Thallus ersetzt.

Der Keimschlauch ist zunächst auch in der Profilstellung entwickelt, mit der Bildung der Keimscheibe geht er zur Ausbildung eines plagiotropen Thallus über, während er bei Riella sich von Anfang an in der Profilstellung verbreitert.

Ein anderer Punkt, der zum Vergleich mit Riella auffordert, ist die Bildung der Adventivsprosse bei Sphaerocarpus. Solche Adventivsprosse fand ich an meinen kräftig wachsenden Pflanzen nur dann auftreten, wenn zufällig einzelne Teile, z. B. die Hülle eines Archegoniums abgebrochen waren. Es ist aber nicht notwendig, eine vollständige Trennung herbeizuführen, auch wenn die Verbindung mit dem Thallus durch einen Schnitt nur teilweise unterbrochen war, trat Adventivsproßbildung ein, was für die Frage nach der Veranlassung der Adventivsproßbildung von Interesse ist. Am leichtesten läßt sich die Adventivsproßbildung beobachten, wenn man abgeschnittene Thallusstücke in Wasser kultiviert.

Eine polare Verteilung der Adventivsprosse trat an einschichtigen Thallusstücken und Archegonienhüllen nicht hervor. Letztere bildeten Adventivsprosse auf der Innen- und auf der Außenseite, auch Rhizoiden treten an solchen abgeschnittenen Stücken hervor, namentlich in der Nähe der Adventivsprosse.

Fig. 21 stellt eine abgelöste Archegonienhülle dar. Man sieht, wie der auf der Innenseite entstandene Adventivsproß sich mühsam dem engen Raum anschmiegen muß, während die auf der Außenseite entstandenen gerade weiter wachsen.

Leitgeb[1]) erwähnt die Adventivsprosse von Pflanzen, die fruktifiziert hatten und teilweise abgestorben waren. Dies entspricht ganz dem für die Farnprothallien früher[2]) angegebenen Verhalten.

Hier ist nun namentlich die Frage von Bedeutung, inwieweit die Ausbildung der Adventivsprosse übereinstimmt mit der der Keimpflanzen. Diese unterscheiden sich, wie wir sehen, von denen von Riella dadurch, daß sie eine (plagiotrope) Keimscheibe entwickeln, aus deren einem Quadranten der Vegetationspunkt der Keimpflanze hervorgeht. Ich habe früher die Anschauung vertreten[3]), daß die Keimscheibe nichts anderes sei als ein Teil der Keimpflanze selbst, also nicht etwa die junge Pflanze als eine Neubildung an der Keimscheibe betrachtet werden könne. Vielmehr sei die Bildung eines Keimschlauches, der dann an der Spitze zur Keimscheibe sich abflacht, nur eine Einrichtung, um die Entwicklung der Keimpflanze in hinreichender Lichtintensität zu sichern. Sehen wir doch in anderen Fällen, so bei der in Nr. 4 dieser Studien beschriebenen Keimung von Metzgeria, den Keimschlauch an der Spitze direkt in den plagiotropen Metzgeriathallus übergehen, die beiden Fälle der Keimung sind also meiner Ansicht nach nicht prinzipiell voneinander verschieden. Sphaerocarpus scheint mir dafür einen weiteren Beleg zu ergeben. Denn an der Keimscheibe teilt sich nicht nur der Quadrant, in welchem der Vegetationspunkt angelegt wird, weiter, sondern auch die andern drei, und die so entstandenen Zellen nehmen an der Bildung der Keimpflanze teil, so daß es nachher nicht mehr möglich ist, zu sagen, woher die Zellen des jungen Thallus im einzelnen stammen. Damit stimmt auch das Verhalten der Adventivsprosse überein. Diese werden angelegt als aus einer Zelle hervorgehende Zellkörper. An der Spitze dieser Zellkörper bildet sich an einer Stelle der Vegetationspunkt (*V* Fig. 22), während rechts und links davon flächenförmige Auswüchse auftreten ($F_1$ $F_2$ Fig. 22). Vielfach findet man junge Adventivsprosse, deren Zellfläche ganz ähnlich muldenförmig vertieft ist, wie dies bei

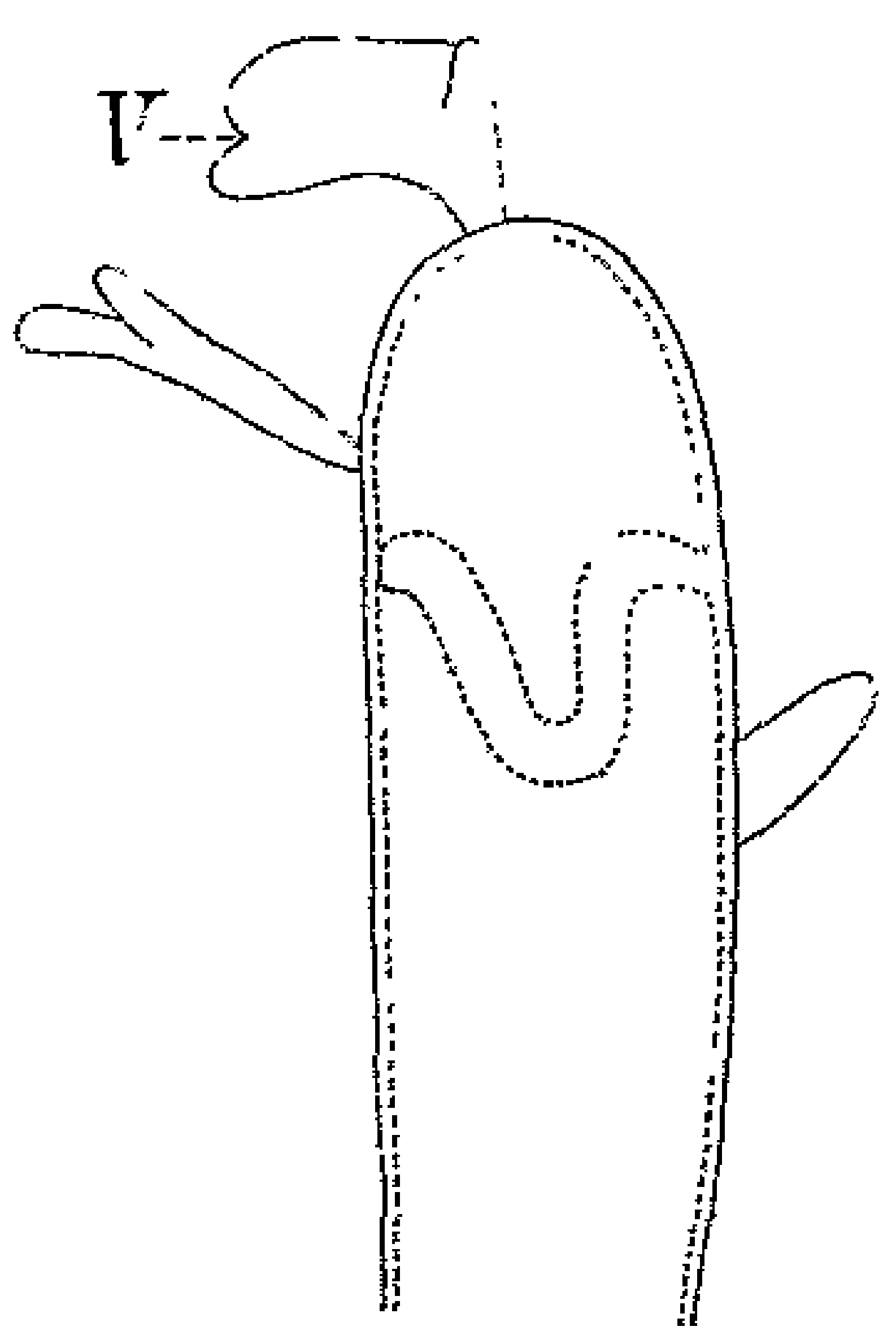


Fig. 21.
Sphaerocarpus terrestris, abgelöste Hülle eines Archegoniums mit 4 Adventivsprossen, der eine punktierte befindet sich im Innern der Hülle, deren Öffnung nicht sichtbar ist. *V* Vegetationspunkt des größten Adventivsprosses.

---

[1]) a. a. O., pag. 64.

[2]) Organographie, pag. 42.

[3]) Organographie, pag. 334.

den Keimscheiben der Fall ist, nur daß auf der dem Vegetationspunkt (*V* Fig. 22) gegenüberliegenden Stelle (*a* Fig. 22) kein Auswachsen stattfindet. Es unterbleibt also bei den Adventivsprossen die Bildung des Keimfadens (welcher die Aufsuchung günstiger Beleuchtung bei der Keimung ermöglicht), und die Flächenbildung wird nicht am ganzen Ende, sondern unter Förderung zweier einander gegenüberliegender Seiten eingeleitet. Das kann als eine wesentliche Verschiedenheit aber nicht betrachtet werden. Wir sehen also, daß auch bei Sphaerocarpus Adventivsproßbildung und Keimung im wesentlichen übereinstimmen und daß die Entwicklung eine direkte (homoblastische) ist, wie das oben auch für Riella nachzuweisen versucht wird. Leitgeb (a. a. O., pag. 74) gibt für die Adventivsprosse von Riella an, daß sie aus einer Zelle entstehen, die zu einem zylindrischen Fortsatz auswachse, dessen fortwachsende Spitze sich allmählich verbreitert und flächenartig werde. Einen so einfachen Vorgang beobachtete ich nur bei kümmerlichen Adventivsprossen, die kräftigeren zeigten dies obenerwähnte Verhalten. Die beiden Flügel liegen dabei, wie aus den Abbildungen Fig. 22 und 23 ersichtlich ist, nicht in einer Ebene, in älteren Stadien tritt das aber wenig mehr hervor. Gelegentlich wurde auch beobachtet, daß einer der Flügel als Thallus weiter wuchs, wahrscheinlich weil der Vegetationspunkt zwischen den Flügeln in seiner Entwicklung gehemmt worden war. Gerade die Tatsache, daß die Adventivsprosse teils dem Verhalten der Keimlinge sich anschließen, teils sich direkt flächenförmig verbreitern, zeigt, wie mir scheint, besonders deutlich, wie wenig die Bildung einer (rechtwinklig zum Keimfaden stehenden) Keimscheibe von der direkten Verbreiterung des Keimfadens prinzipiell verschieden ist.

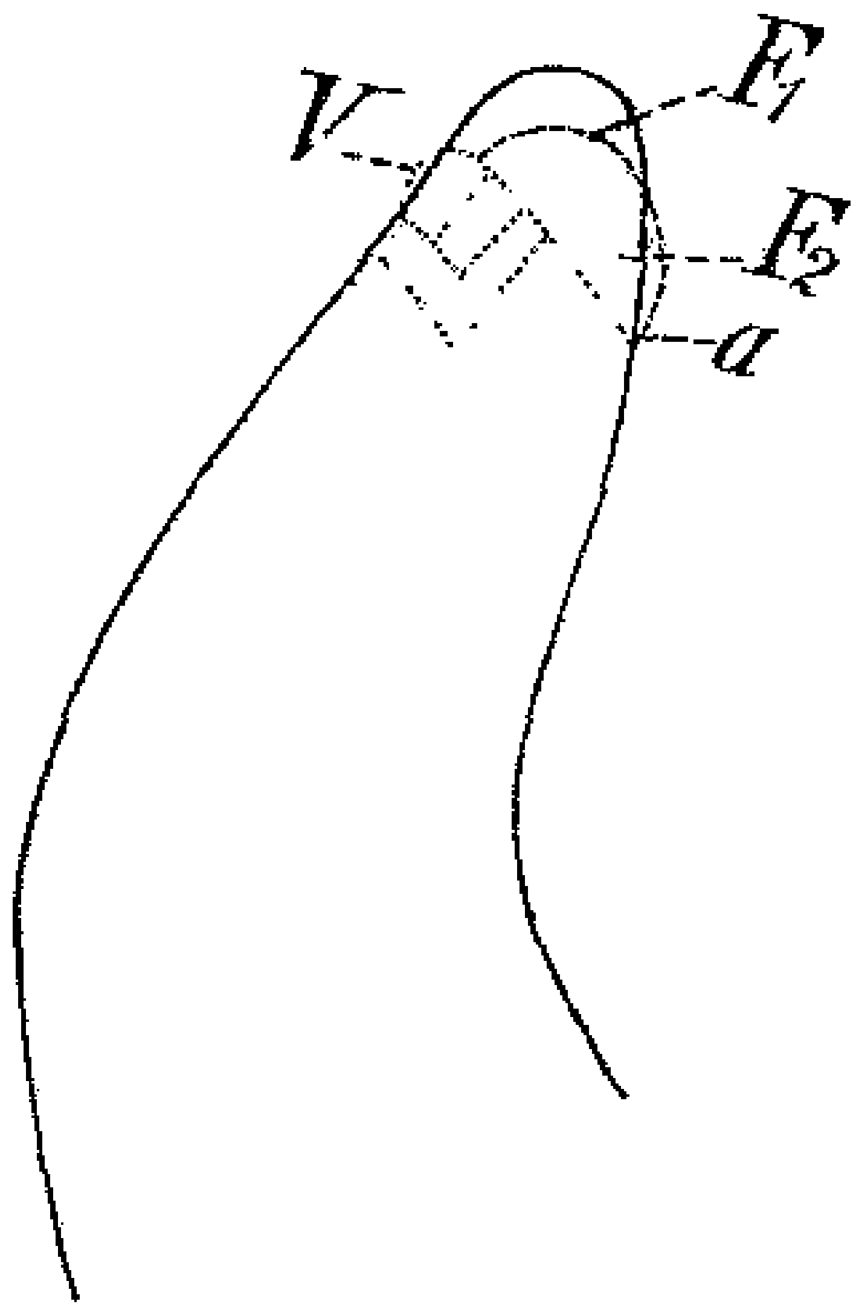


Fig. 22.

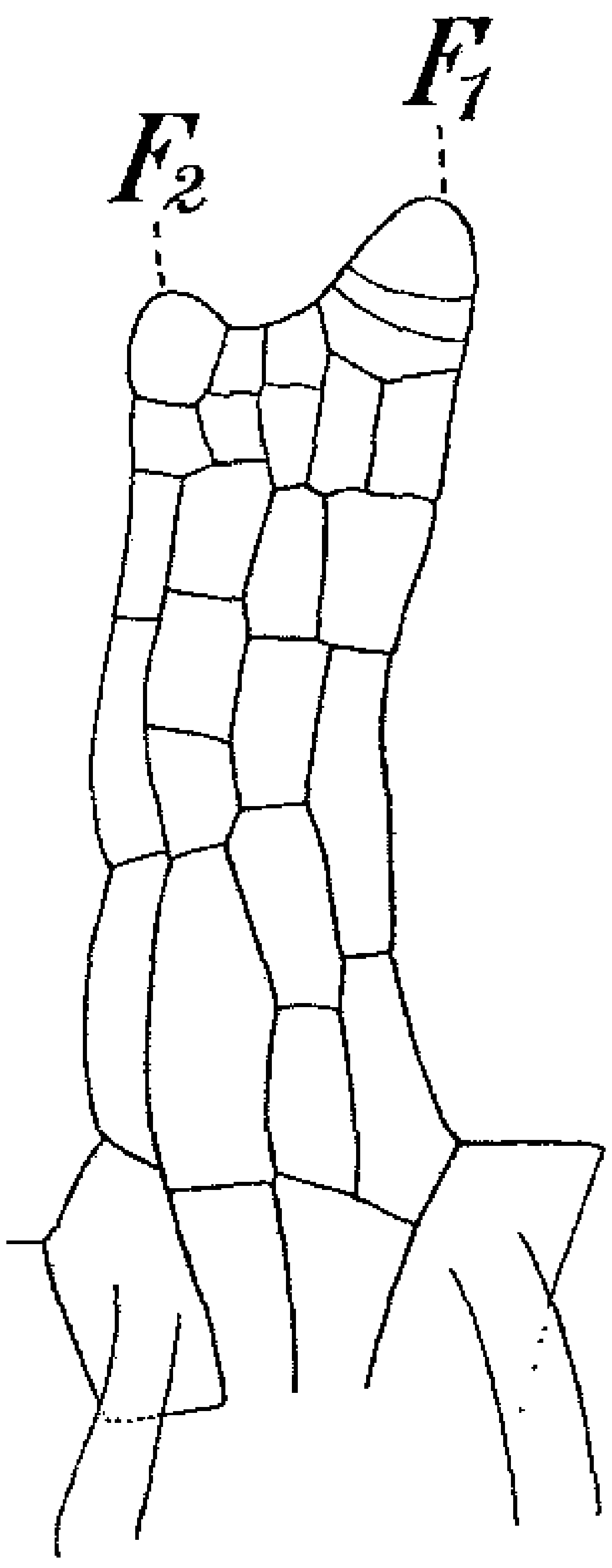


Fig. 23.

Fig. 22 u. 23 zeigen zwei Adventivsprosse von Sphaerocarpus terrestris; in Fig. 22 ein Adventivsproß so betrachtet, daß der Vegetationspunkt *V* im optischen Längsschnitt erscheint, die Flügel $F_1$ und $F_2$ von der Fläche betrachtet. Fig. 23 ein Adventivsproß im optischen Längsschnitt (gegen den in Fig. 22 abgebildeten um 90° gedreht), die Flügel also rechtwinklig zu ihrer Fläche getroffen.

Schließlich sei noch auf eine merkwürdige Eigentümlichkeit von Sphaerocarpus hingewiesen. Leitgeb hat beobachtet, daß sowohl die Keimpflanzen als die Adventivsprosse von Sphaerocarpus ganz außerordentlich früh zur Bildung von Geschlechtsorganen übergehen. Ein steriler Thallus von Sph. terrestris ist überhaupt nicht bekannt. Während wir, abgesehen von den Makrosporen der heterosporen Pteridophyten, die ja sehr reichlich mit Reservestoffen ausgestattet sind, sonst überall die Bildung der Sexualorgane an das Vorhandensein von bestimmten äußeren Bedingungen gebunden finden, die andere („höhere") sind, als die für die Bildung der Vegetationsorgane ausreichenden, ist dies bei Sphaerocarpus scheinbar nicht der Fall. Aber auch wohl nur scheinbar, wenngleich die beiderlei Bedingungen hier mehr zusammenfallen mögen, als bei anderen Pflanzen. Bis jetzt erreichte der größte von mir steril gezogene Thallus von Sphaerocarpus nur eine Länge von 1 mm, was immerhin gegenüber dem sonstigen Verhalten schon viel ist; denn nach Leitgebs Angaben (a. a. O. pag. 73) werden Geschlechtsorgane schon an Keimpflanzen von 0,1 mm mittlerem Durchmesser angelegt[1]). Die Versuche sollen fortgesetzt werden, nachdem aber der Hamburger botanische Garten sich das Verdienst erworben hat, Sphaerocarpus in die botanischen Gärten einzuführen, schien es angezeigt, darauf hinzuweisen, daß dieses Lebermoos für die Untersuchung experimentell-morphologischer Fragen offenbar sehr geeignet ist.

---

[1] 1) Nicht wie D. Campbell (Mosses and Ferns, II. ed., pag. 82) zitiert, „on individuals only one millimetre in diameter".

# Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen und der Bedingungen des Absterbens myzelialer Zellen von Aspergillus niger.

Von **Paul Köhler**.

Mit 10 Abbildungen im Texte.

## A. Einleitung und Literaturangabe.

Reproduktion und Regeneration sind Ersatztätigkeiten, die man an höheren Pflanzen schon seit altersher kennt, praktlich ausgenützt und auch schon oft wissenschaftlich untersucht hat. Unter den niederen Pflanzen sind in dieser Hinsicht sehr eingehend Moose und in jüngster Zeit vor allem die Algen bearbeitet worden. Was die Pilze anbetrifft, so beschränken sich die Kenntnisse über ihre Reproduktions- und Regenerationsfähigkeit teils auf Tatsachen, die mehr nebenbei im Anschluß an andere Arbeiten gefunden wurden, teils auf gelegentliche Beobachtungen und Untersuchungen. Der Umfang der für diese Organismen gefundenen Ergebnisse ist infolgedessen noch klein. Den Nachweis davon soll im folgenden eine Zusammenstellung der bis jetzt bekannten Resultate geben.

Von manchen Schimmelpilzen vermag eine jede ausgewachsene Zelle des vegetativen Myzels einen ganzen Organismus zu reproduzieren[2]. Ebenso entsteht aus einer abgetrennten vegetativen Hyphe von Mucor, die ihre Wunde durch Bildung einer Membran verschließt, ein vollständiger Organismus[3]. Die Untersuchungen von Klebs an Eurotium herbariorum lehren, daß auch differenziertere Zellen ebenso reproduktionsfähig sein können wie vegetative Zellen Denn die Konidienträger dieses Pilzes lassen, wenn sie in Nährlösung untergetaucht werden, ein vegetatives Myzel hervorgehen[4].

Auch Parasiten können Reproduktionsvorgänge auslösen. So treibt nach Brefeld ein Sporangiumträger von Mucor Mucedo, der von Pipto-

---

[1] Unter Reproduktion verstehe ich in Anlehnung an Pfeffer (Pflanzenphysiologie, Leipzig 1901, Bd. II, pag. 204) einen Ersatz durch Neubildungen, Auswachsen von Anlagen usw., unter Regeneration dagegen die Ersatztätigkeit, die eine Wiederherstellung des Hinweggenommenen von der Wundfläche aus bewirkt.

[2] Pfeffer, Pflanzenphys., Leipzig, Bd. II, pag. 205.

[3] van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI. sér., T. I, pag. 19.

[4] Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, pag. 458.

cephalis befallen wird, Seitenzweige, die ebenfalls zu Sporangienträgern werden, indem an ihren Enden kleine Sporangien entstehen[1].

Wie die untergetauchten Konidienträger von Eurotium herbariorum verhalten sich auch Teilstücke von Fruchtkörpern einiger höherer Pilze. Brefeld brachte Teile des Fruchtkörpers von Coprinus stercorarius[2], Coprinus ephemerus[3] und Peziza Sklerotiorum[4] in Nährlösung oder auf Nährsubstrat und sah, wie aus ihnen ein vegetatives Myzel hervorging. Es war gleichgültig, ob er zu diesen Versuchen Stielteile, Hutteile oder Lamellen verwendete: stets erhielt er dasselbe Resultat.

Die gleiche Fähigkeit wie diese Teilstücke zeigen nach de Bary die Sklerotien der Sklerotinien[5]; denn diese lassen, wenn sie sich innerhalb einer Nährlösung befinden, die an die Schnittfläche grenzenden Hyphen zu einem vegetativen Myzel austreiben. In einem feuchten Raume dagegen entsteht bei denselben Sklerotien, wie auch an dem Sklerotium von Claviceps purpurea eine kallusartige Wucherung auf der Schnittfläche.

Ähnliches Verhalten beobachtete Brefeld an den Sklerotien von Coprinus stercorarius, insofern bei diesen die Zellen der Schnittfläche auf Nährsubstrat zu Myzel auswachsen[6]. Auf feuchtem Sande aber verwandeln sich die durch den Schnitt frei gelegten Zellen des Sklerotiums in Rindenzellen, indem sich ihre Membran schwärzt und außerdem kutilarisiert wird[7].

Dieselbe Abhängigkeit in der Qualität der Neubildung von dem sie umgebenden Medium zeigen die von Brefeld untersuchten Teilstücke des Fruchtkörpers von Coprinus, die, wie bereits erwähnt wurde, in Nährlösung zu Myzel aussprossen; denn sie produzieren auf feuchtem Sande ausgelegt, kleine, aber sonst normale Fruchtkörper mit Hut und Stiel[8]. Hierbei ist es wieder gleich, welchem Gewebe des Fruchtkörpers die Teilstücke entstammen.

Bei Coprinus stercorarius konnte Brefeld auch sehen, wie der weggeschnittene Hut von dem noch wachsenden Fruchtträger regeneriert wird[9].

---

[1] Brefeld, Untersuchungen über Schimmelpilze, 1872, Heft I, Tafel I, Fig. 24. Beschreibung pag. 58.

[2] Ders., Ibidem, 1877, Heft III, pag. 78 ff.

[3] Ders., Ibidem, Heft III, pag. 114.

[4] Ders., Ibidem, Heft IV, pag. 121, Anm.

[5] de Bary, Morphologie und Biologie der Pilze, 1884, pag. 42.

[6] Brefeld, l. c. Heft III, pag. 82.

[7] Ders., l. c. Heft III, pag. 25.

[8] Ders., l. c. Heft III, pag. 72 ff.

[9] Ders., l. c. Heft III, pag. 69.

Die Reproduktion von Fruchtkörpern am Hut oder Stiel ist nun ein Verhalten, wie es auch bei anderen höheren Pilzen festgestellt worden ist. — Neue Fruchtkörper bildet nach Goebel[1]) der Fruchtkörper von Stereum hirsutum, wenn er beschnitten, aber auf seinem natürlichen Nährboden belassen wird, und zwar gehen die Neubildungen von den Schnittflächen aus.

Werden die „zarten Spitzen" einer von Hennings beobachteten Xylaria, die der Gattung Kretschmeria angehört, von Nacktschnecken abgenagt, so entwickeln sich auf den zurückbleibenden Stielstümpfen kopfförmige Fruchtkörper[2]). Eine ähnliche Reaktion konstatierte Hennings an dem Fruchtstiel von Claviceps purpurea, der im Frühjahr aus dem Sklerotium hervorbricht. Wird nämlich das Köpfchen, in dem die Askussporen entstehen, abgebrochen, so reproduziert der Stiel von neuem „seitlich halbkugelige Köpfchen"[3]).

Hennings führt weiter eine Anzahl von Pilzen an, auf deren Hut aus unbekannten Ursachen kleinere Fruchtkörper mit Stiel und Hut hervorwachsen[4]). Nach seinen Angaben sollen derartige Abnormitäten in der Natur öfter vorkommen, z. B. bei Boletus scaber, Boletus subtomentosus, Russula emetica, Tricholoma rutilans, Tricholoma breviceps usw.

Endlich sind auch manche Pilze imstande, Schäden, die sie durch Verletzungen erhalten haben, zu verheilen. Bei Boletus edulis wird nach Massart das Hymenium dort, wo es von Schnecken weggefressen worden ist, von neuem gebildet[5]). Bei Trametes gibbosus entstand auf der Schnittfläche, die von Massart senkrecht zu den horizontalen Schichten des Fruchtkörpers gelegt wurde, eine neue Oberfläche, die genau so stark war als die, die in derselben Zeit zu der unberührten oberen Seite hinzukam[6]). Endlich beobachtete Massart, daß an Agaricus campestris spontane Verletzungen vollkommen vernarbt werden[7]). Daß Agaricus campestris überhaupt ein besonders günstiges Objekt für das Studium der Reproduktion sowohl als auch der Regeneration ist, beweisen die vorläufigen Mitteilungen von Magnus, der z. B. eine Regeneration des Hymeniums und der Lamellen an diesem Pilze beobachtete[8]).

---

1) Goebel, Flora 1903, pag. 143 ff.
2) P. Hennings. Hedwigia, XL, 1901, pag. 140.
3) Ders., l. c. pag. 140.
4) Ders., l. c. pag. 138.
5) Massart, La cicatrisation chez les végétaux, 1898, pag. 18.
6) Ders., l. c. pag. 19.
7) Ders., l. c. pag. 18.
8) W. Magnus, Ber. d. botan. Gesellsch. 1903, pag. 129.

Damit ist in großen Umrissen alles das angegeben, was wir bis jetzt über Reproduktion und Regeneration bei Pilzen wissen. Es lag nahe, diese Reaktionsfähigkeit der Pilze einmal einer systematischen Bearbeitung zu unterziehen, um durch Ausfüllung von Lücken und durch Heranziehung von noch nicht untersuchten Objekten das Erfahrungsmaterial über diesen Gegenstand zu vermehren. Zu diesem Zwecke wurde eine Reihe von Pilzen, von den einfachsten bis zu den differenziertesten Formen, auf ihre Reproduktions- und Regenerationsfähigkeit geprüft.

Die durch diese Untersuchungen gewonnenen Resultate ermöglichen einen geschlossenen Überblick über die betreffenden Erscheinungen und gestatten uns weiterhin, zur Diskussion einiger Fragen allgemeinerer Natur zu schreiten. Hierher gehört in erster Linie die Frage nach der Allgemeinbefähigung der einzelnen Zellen und Zellteile der untersuchten Pilze und deren Realisierbarkeit. Daran schließt sich als zweite Frage, in welcher Weise die Außenbedingungen auf die Lenkung der Reproduktionstätigkeit von Einfluß sind, und damit im Zusammenhange eine dritte Frage, inwieweit nämlich die Qualität der Neubildung vom Zustande des Teilstückes abhängig ist.

## B. Experimenteller Teil.

### I. Versuche mit Schimmelpilzen.

Die Untersuchungen wurden zuerst an den einzelligen Schimmelpilzen Mucor stolonifer und Phycomyces nitens vorgenommen. Was das vegetative Myzel von Mucor anbetrifft, so ist, wie wir bereits eingangs erwähnten, schon von van Tieghem festgestellt worden, daß eine abgetrennte Hyphe aus sich das Ganze zu bilden vermag. Diese Tatsache wurde zunächst noch einmal experimentell bestätigt. Die weiteren Untersuchungen aber zielten darauf hinaus, zu erfahren, ob auch differenziertere Gebilde, als es die vegetativen Hyphen sind, die Fähigkeit zur Reproduktion eines neuen Organismus besitzen. Infolgedessen wurden von Mucor stolonifer untersucht: die Lufthyphen, die aus dem Myzel als unverzweigte Hyphen in die Luft emporwachsen, die Stolonen und die Rhizoiden, die bei Kontakt mit einem festen Körper an den Stolonen entstehen; der Sporangiumträger und das Sporangium.

Bei Phycomyces nitens beschränkten sich die Versuche auf die Lufthyphen, den Sporangiumträger und das Sporangium.

#### 1. Mucor stolonifer.

Obwohl die Ergebnisse van Tieghems in der Hauptsache bestätigt werden konnten, muß doch einiger kleiner Abweichungen halber, die sich einstellten, eine mehr wiederholende Darstellung der betreffenden Versuche erfolgen.

Es sei schon hier bemerkt, daß die zu den Versuchen nötigen Operationen möglichst steril ausgeführt wurden.

Um das vegetative Myzel von Mucor stolonifer zu untersuchen, brachte ich eine Einzelspore in einen Nährtropfen auf Deckgläschen und ließ sie in einer feuchten Kammer (feuchter Papprahmen) auskeimen. Sobald sich ein verzweigtes Myzel gebildet hatte, wandte ich das Deckgläschen um und suchte das Objekt mit Hilfe zweier steriler Nadeln zu zerreißen. Eine nachträgliche Beobachtung zeigte fast stets, daß einige Hyphen verletzt oder vollkommen vom übrigen Myzel abgetrennt waren.

Betrachten wir zunächst eine Wundstelle des Myzels! Ist eine Hyphe nur gedrückt oder gequetscht worden, so ist der Ort der Verletzung daran zu erkennen, daß sich das Plasma an der betreffenden Stelle dunkler gefärbt hat: es stirbt bald ab. War die Verwundung aber so stark, daß eine kleine Öffnung im Zellschlauche entstand, so fließt ein Teil des Plasmas aus, nimmt ebenfalls bald eine dunklere Färbung an und geht zugrunde. In beiden Fällen verläuft die nun folgende Reaktion in gleicher Weise: Auch in dem unmittelbar an die Wunde angrenzenden, intakt gebliebenen Teile der Hyphe färbt sich das Plasma dunkler und stirbt ab. Erst in einiger Entfernung von der Wunde erscheint es wieder hell. Die Grenze zwischen der helleren und dunkleren Partie des Plasmas, zunächst noch etwas undeutlich, tritt nach wenigen Minuten sehr scharf hervor. Es ist die Stelle, wo eine Abschlußmembran gebildet wird, die sich konvex nach der Wunde vorwölbt. Der ganze Vorgang von der Verletzung bis zum Verschluß durch diese Membran nimmt nur kurze Zeit in Anspruch. Was den ersten Teil der Wundreaktion, ehe die Abschlußmembran gebildet wird, anbetrifft, so beobachtete Ch. Ternetz eine ähnliche Erscheinung bei Ascobolus careus, insofern bei diesem Pilze nicht nur die verletzte Zelle, sondern auch die an diese angrenzenden absterben[1]).

Dadurch daß nun bei Mucor stolonifer die Bildung einer Vernarbungsmembran auf beiden Seiten der Wunde vor sich geht, wird die verletzte Stelle vollständig isoliert. Damit ist aber das Myzel, wenn es nur an einer Stelle verwundet wurde, in zwei Teile zerlegt worden, die entweder beide größere Komplexe darstellen oder von denen der eine nur durch ein Hyphenende repräsentiert werden kann. In beiden

---

[1]) Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, pag. 282.

Fällen lebt jedes der beiden Teilstücke selbständig weiter. Ein auf diese Weise isoliertes Hyphenende fährt fort, mit seiner unverletzten Spitze weiter zu wachsen, es treibt Seitenzweige und bildet schließlich Fruktifikationsorgane, reproduziert also einen ganzen Organismus.

Wird eine Hyphe gleich von Anfang an vollständig vom Myzel getrennt, so spielen sich ganz dieselben Vorgänge ab.

Endlich kann es noch vorkommen, daß Hyphenstücke aus dem Myzel getrennt werden, die auf zwei Seiten verletzt sind. Auch diese bilden dann nach den beiden Wunden hin Abschlußmembranen in der Art, wie oben dargelegt wurde; vorausgesetzt bleibt dabei, daß derartige Teilstücke nicht unter eine gewisse Größe herabsinken.

Soweit stimmen meine Versuche mit denen van Tieghems überein. Nun behauptet dieser Autor noch, daß die verletzte Hyphe „im allgemeinen“ einen Seitenzweig unter der Wundmembran hervortreibe[1]). Das könnte den Glauben erwecken, als ob hier ein korrelativer Zusammenhang bestände zwischen der Verwundung einerseits und der Auszweigung andrerseits, eine Erscheinung, die an manchen Algen festgestellt worden ist aber von mir, so oft ich auch den Versuch wiederholt habe, nicht beobachtet werden konnte. Die Seitenzweige entstanden regellos in einiger Entfernung von der Abschlußmembran.

Es fragt sich nun, ob diese Abschlußmembran selber wachstumsfähig ist, ob sie also die fortwachsende Spitze ersetzen kann. Van Tieghem hat „selten“ gesehen, daß „die Vernarbungsscheidewand sich selbst weiter entwickelt und daß sich so die Hyphe in ihrer ersten Richtung quer durch den toten Teil verlängert“[2]). Ich selbst habe eine derartige wachsende Abschlußmembran nicht beobachten können, was nicht ausschließt, daß sie doch die Fähigkeit dazu besitzt, die unter Umständen dann realisiert wird, wenn man die Bildung von Seitenhyphen verhindert.

Von den differenzierten Gebilden untersuchte ich zunächst die Lufthyphen. Diese Lufthyphen repräsentieren im Gegensatz zu den geschlängelten Hyphen des vegetativen Myzels geradlinig begrenzte Zylinder, die sich außerdem durch ihre Breite und ihre dunklere Färbung auszeichnen. Um sie bequem erlangen zu können, züchtete ich den Pilz auf Brot. Die Lufthyphen schnitt ich mit einer sterilen Scheere ab und brachte sie in einen Hängetropfen oben beschriebener Art. Die durch den Schnitt entstandene Wunde wurde in derselben Weise von dem übrigen Teile der Hyphe durch eine Vernarbungsmem-

---

1) van Tieghem, l. c. pag. 20.

2) Ders., l. c. pag. 20.

bran abgeschlossen, wie dies auch an der verletzten vegetativen Hyphe geschieht. An diesen isolierten Lufthyphen erscheinen nun nach der Vernarbung der Wunde starke Seitenzweige (Fig. 1), die sich sofort nach Austritt aus der Mutterhyphe in zwei oder drei Äste teilen und so dieselbe Breite wie die Hyphen des vegetativen Myzels erlangen. Auch hier erfolgt die Anlage der Seitenzweige in bedeutender Entfernung von der Abschlußmembran. Ein Wachstum der unverletzt gebliebenen Spitze, durch das normal die Lufthyphe verlängert wird, findet innerhalb der Nährlösung nicht statt.

Ich wandte mich nun zur Untersuchung des Sporangiumträgers und des Sporangiums. Über die Reaktion des Sporangiumträgers liegen sowohl Tatsachen als Vermutungen vor. „Man wird sich", meint Goebel, „nicht wundern können, wenn z. B. bei Entfernung eines jungen Mucorsporangiums die Fruchthyphe vegetativ weiterwächst, falls sie in Flüssigkeit untergetaucht wird, während in der Luft ein oder mehrere neue Fruchtträger aus ihr hervorsprossen"[1]). Derartige Versuche, ohne den Fruchtträger unterzutauchen, hat Schröter angestellt. Durch das Abschneiden des Köpfchens starben seine Präparate in den meisten Fällen ab. Aber auch wenn die Objekte längere Zeit am Leben blieben, entstanden keine neuen Fruchtträger[2]).

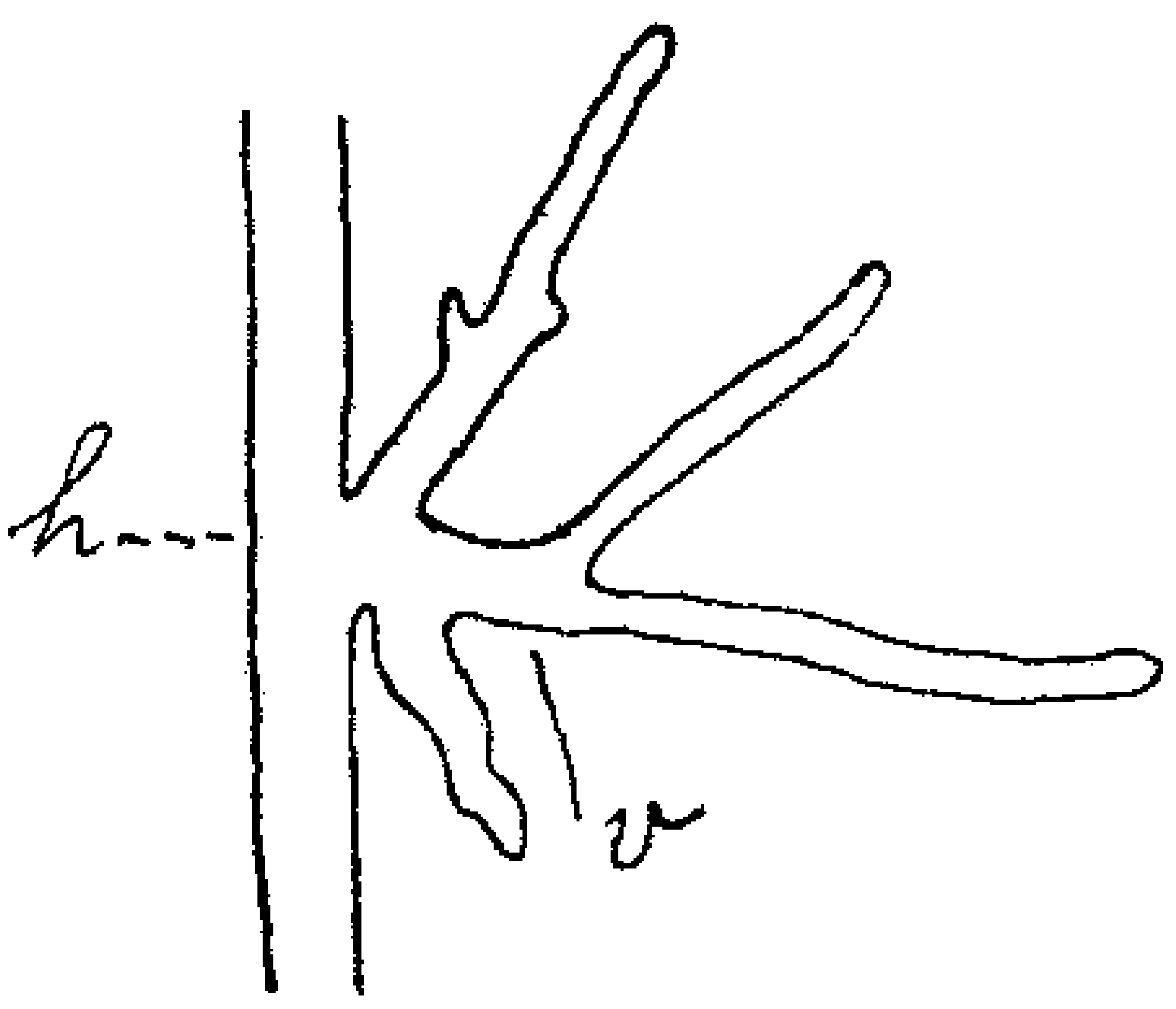


Fig. 1. Lufthyphe (*h*) von Mucor stolonifer, in Nährlösung untergetaucht, vegetativ aussprossend (*v*). Vergr. 250.

Die zu meinen Versuchen verwandten Sporangienträger schnitt ich von ihren Stolonen ab, ließ sie aber in Verbindung mit dem Sporangium. Ich untersuchte also gleichzeitig Sporangiumträger und Sporangium. Die Objekte wurden dann in einen Nährtropfen übertragen, der in üblicher Weise in einer feuchten Kammer gehalten wurde.

Die sofortige Kontrolle der Sporangien und ihrer Träger gab Aufschluß darüber, daß die Untersuchungsobjekte verschieden weit entwickelt waren, und zwar ließen sich im allgemeinen drei Stadien fortgeschrittener Differenzierung unterscheiden: Bei den jüngsten war noch keine Trennungswand zwischen Träger und Sporangium gebildet, das Plasma beider Teile stand infolgedessen in offener Verbindung. Bei älteren Objekten war bereits eine den Stiel und das Sporangium trennende

---

[1]) Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen. Flora 1903, pag. 145.

[2]) Schröter, Über Protoplasmaströmung bei Mukorineen. Flora, 95. Bd. (1905), pag. 1—30.

Kolumella entstanden. Auf diesem Stadium bietet das Innere des Sporangiums entweder das Aussehen einer homogenen Masse, oder es sind bereits die ersten Anzeichen einer Zerklüftung des Plasmas in Sporen bemerkbar. Weitere Entwicklungsstadien wurden nicht benutzt, denn schon dann, wenn die Entwicklung des Sporangiums soweit vorgeschritten war, daß sich das Plasma eben in Sporen zu differenzieren begann, hielt die Überführung in Nährlösung die vollständige Ausbildung der Sporen nicht auf. Die Sporen reiften und trieben innerhalb des Sporangiums Hyphen. Dagegen gingen die jüngsten Objekte, die noch keine Kolumella besaßen, innerhalb der Nährlösung zugrunde.

Positive Resultate erzielte ich nur mit den Sporangien, die von ihrem Träger durch eine Kolumella getrennt waren, deren Inneres aber noch als eine homogene Masse erschien. Trotz der zahlreichen Versuche war die Zahl der Resultate sehr gering; denn ich konnte nur zweimal einen Erfolg verzeichnen. Der Verlauf der Reaktion war in beiden Fällen übereinstimmend. Die untergetauchten Sporangien ließen Hyphen auswachsen, die sich in die Höhe richteten, sich über die Oberfläche des Nährtropfens erheben, wo sie an ihren Enden zu kleineren Sporangien anschwollen. Das Bestreben, über die Oberfläche herauszuwachsen, tritt besonders deutlich hervor, wenn auch die Seite des Sporangiums Hyphen treibt, die der Oberfläche des Nährtropfens abgewandt ist: Die Hyphen wachsen erst ein Stück um das Sporangium herum und dann, sobald es ihnen möglich ist, direkt aus dem Substrat heraus. In dem einen Falle waren auf diese Weise sieben neue Sporangien in einer Zeit von 20 Std. entstanden. Das untergetauchte Sporangium selbst war entleert, weil seine Inhaltsstoffe zum Aufbau der Neubildungen gebraucht worden waren.

Bei den vorgehend beschriebenen Versuchen beobachtete ich gleichzeitig den Sporangienträger, der, wie schon gesagt, mit dem Sporangium verbunden blieb. Zunächst zeigte die sofortige Beobachtung nach dem Abtrennen, daß aus der Wunde wenig oder gar kein Plasma ausfloß. Das war auch dann der Fall, wenn die Verbindung zwischen Träger und Sporangium noch offen war. Weiterhin wurde keine Vernarbungsmembran gebildet, wie sie an den Luft- und vegetativen Hyphen entsteht, ebensowenig traten seitliche Aussprossungen auf. Die Reaktion, die Goebel bei dieser Versuchsanordnung vermutet, daß nämlich vegetative Hyphen entstehen, blieb also unter den von mir angewandten Bedingungen aus.

Endlich untersuchte ich auch die Stolonen und Rhizoiden von Mucor stolonifer. Ich verwandte die Stolonen verschiedenen Alters zu den Versuchen: Solche, die eben erst einen festen Gegenstand erreicht hatten; solche, an denen die ersten Rhizoiden gebildet waren, und solche, die sich eben anschickten, eine Fruchthyphe entstehen zu lassen. Teils wurden sie vollständig in den Nährtropfen untergetaucht, teils schwammen sie darauf. Ich konnte aber weder die Bildung einer Abschlußmembran, noch die Anlage von Seitenzweigen beobachten. Auch die Rhizoiden, die untergetaucht waren, zeigten keinerlei Wachstumstätigkeit. Damit bestätigt sich die Behauptung de Barys, wonach diese Organe nicht reproduzieren, wenn man sie in Nährlösung bringt[1].

## 2. Phycomyces nitens.

Von Phycomyces nitens untersuchte ich die Lufthyphen, den Sporangiumträger und das Sporangium. Um diese Organe bequem erlangen zu können, kultivierte ich den Pilz auf Brot.

Die Lufthyphen sind wie bei Mucor stolonifer geradlinig begrenzte Zellschläuche. Vor den Lufthyphen von Mucor zeichnen sie sich aber durch ihre bedeutendere Breite und durch ihre dunklere Färbung aus. Ich schnitt sie mit einer sterilen Schere vom Substrat ab, übertrug sie in einen Nährtropfen und beobachtete die Wunde, die von Nährflüssigkeit umgeben war. Während bei den Lufthyphen von Mucor stolonifer die einzelnen Phasen der Wundreaktion bis zur Bildung der Vernarbungsmembran mikroskopisch genau verfolgt werden konnten, entziehen sich bei Phycomyces die zunächst auf die Verwundung einsetzenden Vorgänge einer derartigen Betrachtung, weil die dunkel gefärbte Membran einen Einblick in die Tätigkeit des Plasmas verhindert. Der bloß mikroskopischen Beobachtung zeigte das Objekt auch nach Stunden keine Veränderung.

Erst nach einem Zeitraume von 16—20 Stunden bot sich ein anderes Bild dar, das sich aber wesentlich von dem unterscheidet, das an den Lufthyphen von Mucor stolonifer beobachtet wurde. Aus der Lufthyphe von Phycomyces nitens sind nämlich keine seitlichen Hyphen hervorgewachsen, sondern ihr unverletztes Plasma hat sich nach Abschluß mit einer Membran durch den verwundeten Teil hindurch verlängert, indem es zahlreiche Hyphen bildete, die zunächst noch von dem verletzten Zellschlauche wie von einem Zylinder umgeben werden, nach ihrem Austritt aus dieser Hülle aber nach allen Seiten auseinandergehen. Die Lufthyphen von Phycomyces reagieren also ähnlich, wie es van Tieghem in einzelnen Fällen von den vegetativen Hyphen von Mucor angibt.

---

1) de Bary, Morphologie und Biologie der Pilze, 1884, pag. 48.

Es galt nun festzustellen, in welcher Weise diese Prolifikationen gebildet werden. Eine Aufhellung mit Kalilauge ließ erkennen, daß die Neubildungen in den meisten Fällen ganz unvermittelt in den unverletzten Teil der Hyphe übergehen. Die Art und Weise, wie die ursprüngliche Vernarbungsmembran angelegt wird, sollte die Untersuchung von Lufthyphen kurz nach ihrer Verwundung zeigen.

Zu diesem Zwecke wurden solche Hyphen, die noch keine Prolifikationen getrieben hatten, mit Kalilauge aufgehellt. Es wurde beobachtet, daß die Abschlußmembran von Anfang an gewellt ist, sich außerdem ähnlich wie bei Mucor etwas nach außen vorwölbt, aber meist in der Bildung von zahlreichen Prolifikationen aufgeht, so daß eine spätere Untersuchung meist nichts mehr von ihr vorfindet. Figur 2 zeigt ein Objekt, wo ein Teil der Vernarbungsmembran erhalten ist, weil, wie es nur selten geschieht, eine einzige Hyphe gebildet wurde. Wie bei Mucor stolonifer ist der Ort, wo die Vernarbungsmembran angelegt wird, ein bedeutendes Stück von der Wunde entfernt, was darauf hinweist, daß ebenfalls wie bei Mucor nicht nur die verwundete Partie, sondern auch ein Teil des angrenzenden, intakt gebliebenen Plasmas abstirbt. Ein analoges Verhalten, wie wir es eben bei Phycomyces kennen lernten, beschreibt Küster an der Alge Anadyomene stellata, wo die langgestreckten Zylinderzellen, nachdem sie den verletzten Protoplasten durch eine Membran geschützt haben, diese Vernarbungsmembran zu englumigen Schläuchen auswachsen lassen[1]).

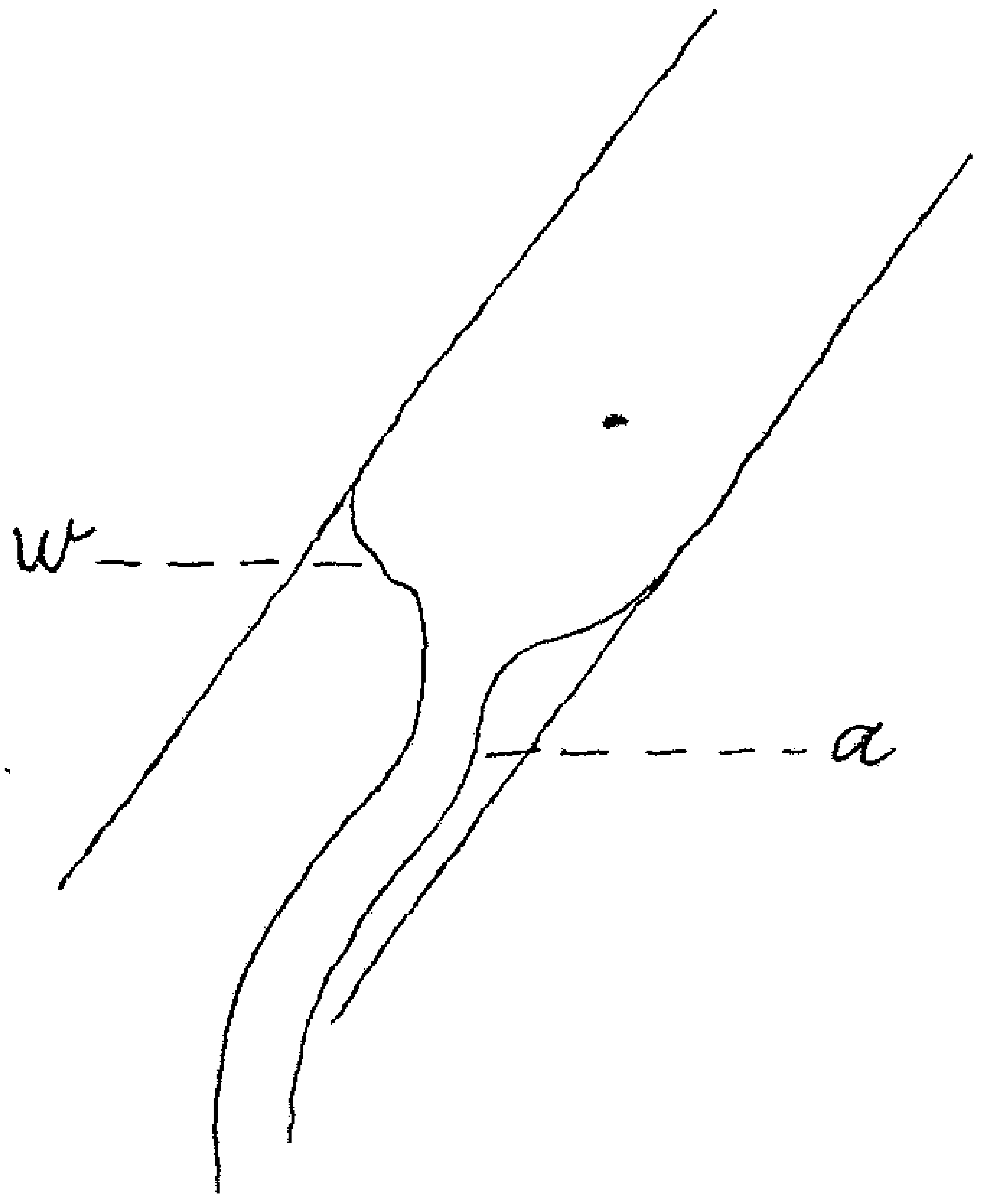


Fig. 2. Hyphenstück von Phycomyces nitens, das bei *w* eine Abschlußmembran gebildet, die proliferiert (*a*). Vergr. 350.

Der Sporangiumträger von Phycomyces nitens wurde wie bei Mucor stolonifer gleichzeitig mit seinem Sporangium untersucht. Er wurde mit einer sterilen Schere vom Substrat abgeschnitten und in

---

[1]) E. Küster, Flora 1899, pag. 144 u. 145.

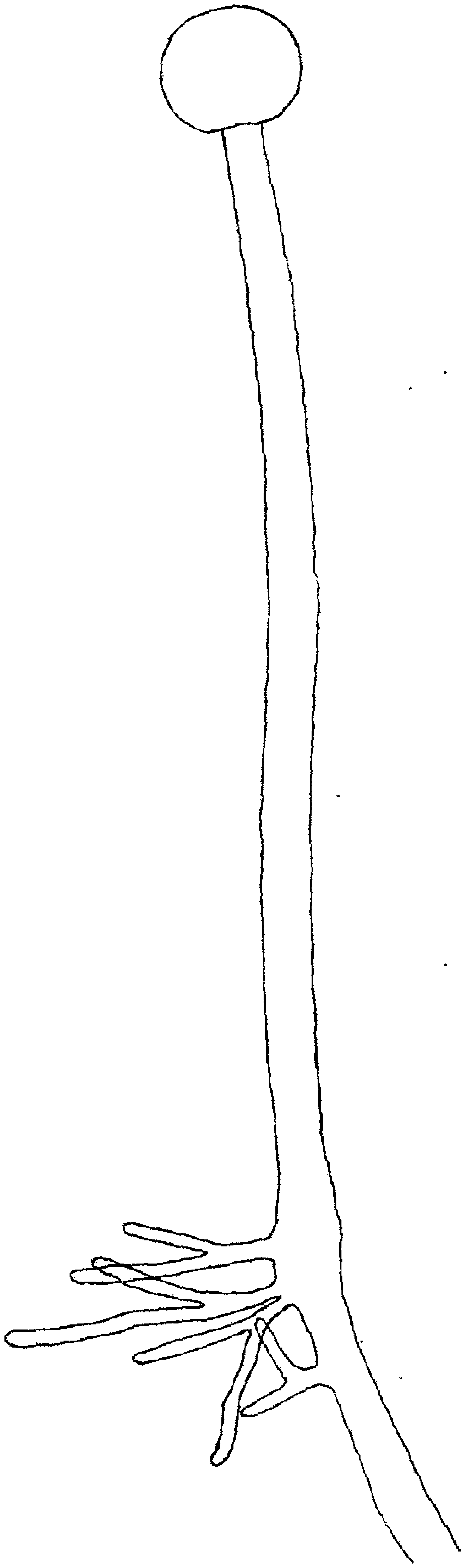


Fig. 3. Sporangiumträger von Phycomyces nitens mit seitlichen Prolifikationen. Vergr. 350.

einen Nährtropfen gebracht. In seinem Verhalten glich er vollkommen den Lufthyphen, indem er ebenfalls vegetative Hyphen an der Wundstelle bildete. Dabei bleibt es gleich, wie weit die Wunde von dem Scheitelende, dem Orte, wo der Sporangiumträger normal wächst, entfernt ist; denn der gesamte Protoplast besitzt embryonale Eigenschaft, und wenn das Sporangium abgeschnitten wird, so beginnt der Träger auch an seinem Scheitelende zu proliferieren.

An dem durch Fig. 3 wiedergegebenen Objekte sind seitlich aus dem Sporangiumträger Hyphen ausgetreten, und sie sind nicht zufällig dort entstanden. Wie die Figur zeigt, beschränken sie sich auf die Stelle, die im Gegensatz zu ihrer Umgebung etwas deformiert erscheint. Das Objekt ist hier bei der Überführung auf das Deckgläschen gedrückt worden, und ich habe es auch des öfteren an Lufthyphen dieses Pilzes experimentell feststellen können, daß eine derartige leichte Quetschung eine lebhafte Hyphenbildung hervorruft, während bei Mucor eine solche Stelle sofort isoliert wird und abstirbt.

Wenn nun noch **Fischer** konstatierte, daß der Sporangiumträger von Phycomyces nitens unter normalen Außenbedingungen durch eine Verletzung zur Bildung eines Zweiges angeregt wird, der seinerseits wieder zu einem Sporangiumträger wird[1]), so bestätigt sich hier die Vermutung, die **Goebel** vom Sporangiumträger von Mucor ausgesprochen hat (pag. 222).

---

[1]) **Fischer**, Kryptogamenflora, 1892, pag. 220

Die gleichzeitige Beobachtung der Sporangien ließ dieselben drei Entwicklungsstadien erkennen wie bei den Sporangien von Mucor stolonifer. Entweder war zwischen Sporangiumträger und Sporangium eine Kolumella gebildet oder nicht. Im ersten Falle bestand der Inhalt des Sporangiums aus einer homogenen Masse, oder er begann sich bereits zu Sporen zu zerklüften. Ein Auswachsen, wie es an den Sporangien von Mucor stolonifer konstatiert wurde, blieb aber aus. Die Sporangien verhielten sich vollständig passiv und starben schließlich ab.

## Zusammenfassung.

Die Untersuchungen von Mucor stolonifer und Phycomyces nitens ergaben folgende Resultate:

Mucor stolonifer schließt den verletzten Teil einer vegetativen Hyphe durch eine Vernarbungsmembran von dem lebendigen Plasmakörper ab. Diese Vernarbungsmembran hat nur deckende und schützende Eigenschaft.

Es ist nicht zu erkennen, daß die Verwundung in irgend einer Art und Weise die Produktion der Seitenzweige beeinflußt. Die Seitenzweige entstehen wie unter normalen Verhältnissen.

In derselben Weise wie an den vegetativen Hyphen entsteht auch an den abgetrennten und untergetauchten Lufthyphen in der Nähe der Wunde eine Abschlußmembran, die den verletzten von dem lebendigen Teile der Hyphe trennt. Außerdem treten an beliebigen Stellen vegetative Seitenhyphen auf.

Bei den Lufthyphen von Phycomyces nitens dagegen findet die durch die Verwundung eingeleitete Tätigkeit in der Bildung der Vernarbungsmembran nicht ihren Abschluß; diese Vernarbungsmembran läßt vielmehr zahlreiche Prolifikationen hervorgehen, die in den abgestorbenen Teil der ursprünglichen Hyphe hineinwachsen.

Ebenso entstehen an den Stellen der Lufthyphen von Phycomyces nitens, die leicht gedrückt worden sind, zahlreiche Seitenzweige; bei Mucor stolonifer sterben derartige Partien, auch wenn die Verletzung nur gering war, bald ab und werden dann durch Abschlußmembranen isoliert. Phycomyces nitens scheint demnach bei Verletzungen reaktionsfähiger zu sein als Mucor stolonifer.

Der Sporangiumträger von Mucor stolonifer stirbt im Nährtropfen ab, der von Phycomyces nitens verhält sich genau wie eine Lufthyphe, indem er nach der Wunde hin eine poliferierende Abschlußmembran bildet und unter Umständen auch Seitenzweige treiben kann.

Das in Nährlösung untergetauchte Sporangium von Mucor stolonifer reproduziert in einzelnen Fällen unter der Bedingung, daß eine Kolumella vorhanden ist und daß die Differenzierung der Sporen noch nicht begonnen hat, Hyphen, die aus der Flüssigkeit hervorwachsen und durch Bildung von Sporangien zu Sporangienträgern werden. An dem Sporangium von Phycomyces nitens dagegen konnten keinerlei Reaktionen konstatiert werden.

Die Versuche mit den Stolonen und Rhizoiden von Mucor stolonifer verliefen resultatlos, insofern die Bildung von Abschlußmembranen von seiten des unverletzten Protoplasten, wie auch die Anlage von Prolifikationen unter den angewandten Versuchsbedingungen ausblieb.

### 3. Penicillium glaucum und Aspergillus niger.

Bei diesen Pilzen treten uns in zahlreiche Zellen gegliederte Fäden entgegen, wodurch eine stärkere Differenzierung erreicht wird. Zwar unterscheiden wir zunächst ähnlich wie bei den Mucorineen vegetatives Myzel, Lufthyphen und die Organe, die im Zusammenhange mit dem Fortpflanzungsprozesse auftreten, hier die Konidienträger. Vegetatives Myzel und Lufthyphen sind aber weiter differenziert, insofern sie sich aus Scheitel- und Gliederzellen zusammensetzen. Diese Unterscheidung setzt sich auch funktionell fort: das Längenwachstum und die Anlage neuer Gliederzellen beschränkt sich auf die Scheitelzelle, an der außerdem, etwas von der Spitze entfernt, regellos neue Seitenhyphen entstehen. Ein nachträgliches Längenwachstum der einmal angelegten Gliederzellen unterbleibt[1]). Dafür treiben aber sehr viele von ihnen gerade so wie die Scheitelzelle Seitenzweige. In der Anlage dieser Seitenzweige zeigt sich, soweit die Gliederzellen von Penicillium glaucum in Betracht kommen, eine gewisse Regelmäßigkeit, indem der Ort der Entstehung in der Regel in die Nähe der oberen, also der Spitze zugekehrten Scheidewand gelegt ist[2]).

Es erhebt sich nun die Frage, ob die einzelnen Zellen, die den Organismus dieser beiden Pilze aufbauen, nach dem Abtrennen das Ganze zu reproduzieren vermögen, und ob, falls sie es können, eine Veränderung des ihnen innerhalb des Verbandes aufgeprägten Charakters eintritt.

Die nachfolgenden Untersuchungen sind zunächst an Penicillium glaucum vorgenommen worden.

---

1) Brefeld, l. c. Heft II, pag. 27 u. 28.

2) Ders., l. c. Heft II, pag. 28.

Einzelne isolierte Zellen jeder Art und Hyphenstücke, die aus zwei oder mehreren Zellen bestehen, erhält man, wenn man ein Myzelflöckchen aus dem Kulturgefäße auf ein sterilisiertes Deckgläschen überträgt und es hier mit Hilfe von sterilisierten Nadeln mehrfach zerreißt. Nachdem die dadurch entstandenen kleineren Flöckchen entfernt worden sind, setzt man in üblicher Weise mit einem Papprahmen eine feuchte Kammer zusammen und betrachtet dann das Deckgläschen unter dem Mikroskop.

Beobachten wir eine einzelne auf diese Weise isolierte Scheitelzelle! Sie setzt ihr Längenwachstum fort, bildet Querwände, legt also Gliederzellen an und treibt ebenso regellos in einiger Entfernung vom Scheitel Seitenzweige wie im normalen Verbande. Ihr ganzes Verhalten deutet nicht daraufhin, daß durch das Abtrennen vom Mutterorganismus eine Beeinflussung ihrer Tätigkeit eingetreten ist. Sie erinnert an ein isoliertes Hyphenende von Mucor stolonifer, das, nachdem mit der Bildung einer Abschlußmembran die Wundreaktion vollendet ist, so weiter wächst, als ob es noch mit dem übrigen Myzel in Verbindung stände.

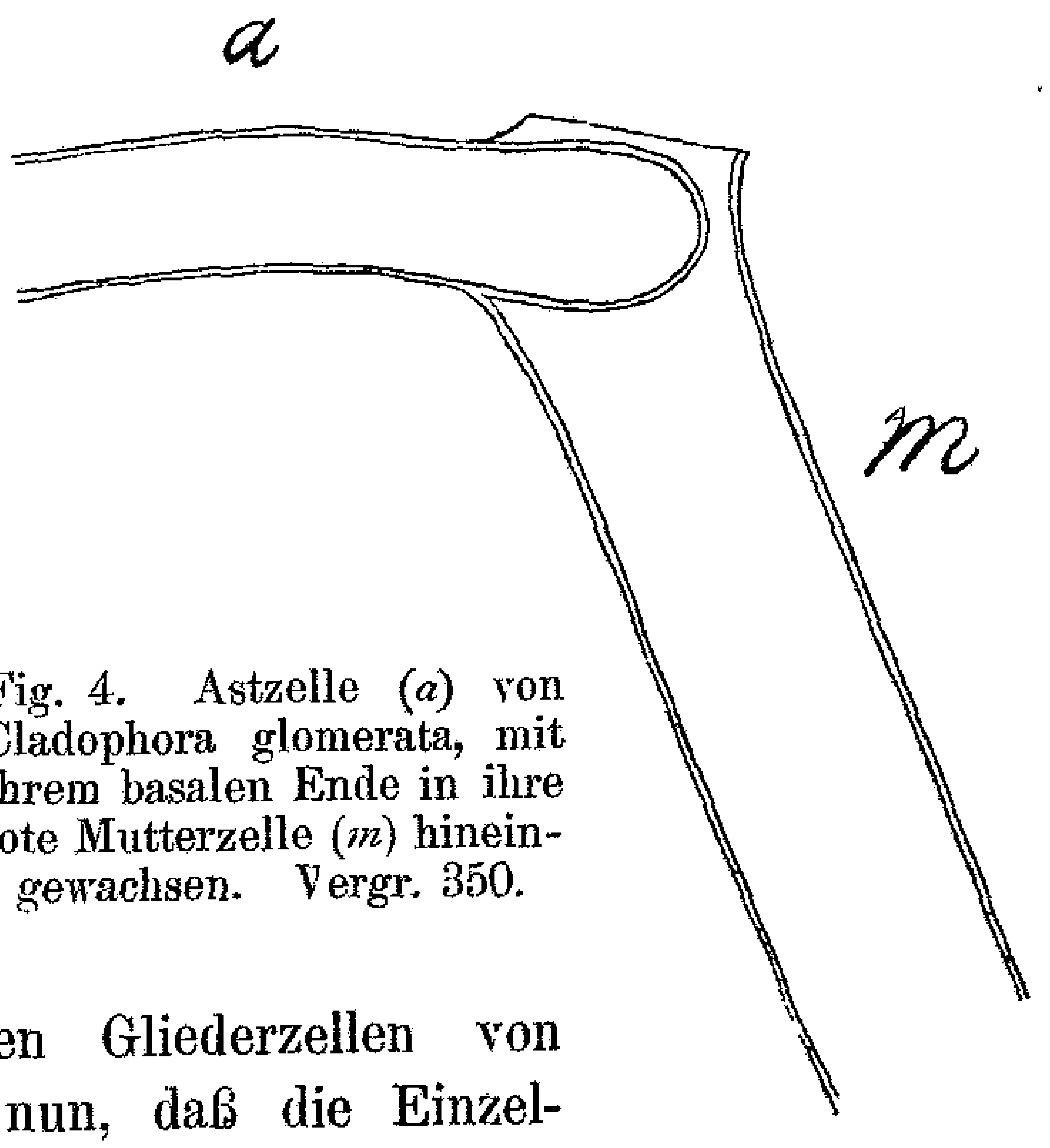


Fig. 4. Astzelle (*a*) von Cladophora glomerata, mit ihrem basalen Ende in ihre tote Mutterzelle (*m*) hineingewachsen. Vergr. 350.

Die Versuche mit den Gliederzellen von Penicillium glaucum lehren nun, daß die Einzelzelle mit der Trennung aus der Hyphe eine größere Selbständigkeit gewinnt. Während nämlich die Gliederzellen im normalen Verbande so determiniert werden, daß sie meist nur in der Nähe der oberen Scheidewand Seitenhyphen treiben, wird mit der Isolierung einer Gliederzelle diese Determination aufgehoben, indem die Zelle auch in der Nähe der unteren Scheidewand Seitenzweige hervorgehen läßt. Die Zellen aber, die innerhalb der Hyphe nicht zum Auswachsen bestimmt waren, beweisen durch ihr Aussprossen nach dem Abtrennen, daß trotz der ihnen im Verbande aufgeprägten Ruhe die Wachstumsfähigkeit in ihnen schlummerte. Längenwachstum in der Weise, daß durch die sich vorwölbende Querwand eine fortwachsende Spitze geschaffen wird, tritt aber nicht ein. Auch wenn an einer Hyphe die Scheitelzelle entfernt wird, vermag die nachfolgende Gliederzelle nicht das Spitzenwachstum zu übernehmen, wie es z. B. bei manchen Fadenalgen der Fall ist. Fig. 4 gibt eine Astzelle von Cladophora glomerata wieder, deren basale Querwand sich vorgewölbt hat und in die abgestorbene Mutterzelle hineingewachsen ist.

Ich schritt nun zur Untersuchung der Lufthyphen. Lufthyphen erhält man in großer Anzahl, wenn man mit einer sterilen Schere über ein Myzelflöckchen hinschneidet. Morphologisch sind sie vom vegetativen Myzel kaum zu unterscheiden. Auch in ihrer reproduktiven Tätigkeit tritt nichts auf, was nicht schon von den vegetativen Hyphen bekannt wäre. Die einzelnen Zellen der Lufthyphen vermögen sofort in Nährflüssigkeit weiterzuwachsen, indem sie Seitenzweige aussprossen lassen; auf diese Weise vermag eine jede Zelle einen vollständigen Organismus zu reproduzieren.

In derselben Weise verliefen die Versuche mit den Zellen des vegetativen Myzels und der Lufthyphen von Aspergillus niger, insofern sich ebenfalls jede abgetrennte Zelle als fähig erwies, das Ganze zu reproduzieren.

Um die isolierten Konidienträger von Penicillium glaucum und von Aspergillus niger zu erhalten, braucht man nur ein fruktifizierendes Myzel zu zerzupfen, und man wird stets einige Konidienträger, losgetrennt vom Myzel, finden.

Die Konidienträger von Penicillium glaucum setzen sich aus einzelnen Zellen zusammen, die sich weniger durch ihren Habitus als dadurch auszeichnen, daß die Anlage der Aussprossungen streng an den scheitelwärts gelegenen Teil der Zelle gebunden ist. Ein neues Glied wächst immer nur unter der oberen Scheidewand hervor.

Mit der Isolierung der Zellen dieses Konidienträgers geht wie bei den Zellen der vegetativen und Lufthyphen die in der Anlage der Aussprossungen zutage tretende Polarität verloren, insofern auch bei ihnen, sobald sie sich in Nährlösung befinden, die Seitenzweige sowohl unter der oberen, wie auch über der unteren Scheidewand hervorbrechen. In Fig. 5 ist eine derartig proliferierende Konidienträgerzelle dargestellt. Sie trägt noch zwei tote Zellen (*a* u. *b*), und zwar hatte die eine dieser Zellen (*b*) bereits zwei Konidien (*c*) abgeschnürt.

Tatsache ist also, daß auch Konidienträgerzellen von Penicillium glaucum in Nährlösung zu vegetierendem Myzel aussprossen.

Eine höhere Ausbildung hat der Konidienträger von Aspergillus niger erfahren. Er stellt nur eine einzige, an ihrem Ende kugelig angeschwollene Zelle dar. Schon in der Einleitung wurde erwähnt, daß nach Klebs der Konidienträger von Eurotium herbariorum Hyphen treibt, wenn er mit seinem Myzel in Nährlösung untergetaucht wird. Der isolierte Konidienträger von Aspergillus niger verhielt sich in Nährlösung genau so; dabei war es, wie auch bei Eurotium herbariorum, gleichgiltig, ob die Anlagen der Konidien bereits gebildet waren oder nicht. In der Nähe des Scheitels gingen in der Regel 2—4 vegetative Hyphen hervor. In diesem Konidienträger tritt uns damit ein Organ entgegen, das auch isoliert den Gegensatz zwischen Basis und Scheitel aufrecht erhält.

Beobachtungen über die Regenerationsfähigkeit des nackten Protoplasten hat Brefeld an der Scheitelzelle von Penicillium glaucum gemacht[1]. Durch heftige Erschütterungen brachte er die Membran der Scheitelzelle zum Platzen, so daß ein Teil des Plasmas wurstartig hervorquoll. Um diesen nackten Protoplasten bildete sich von neuem eine Membran, wodurch die Wunde wieder verheilt wurde. Ob diese regenerierten Partien auch wachstumsfähig waren und Seitenzweige trieben, erfahren wir nicht. Immerhin bleibt ein derartiges Verhalten nicht ausgeschlossen. Ich selbst habe es nicht beobachten können.

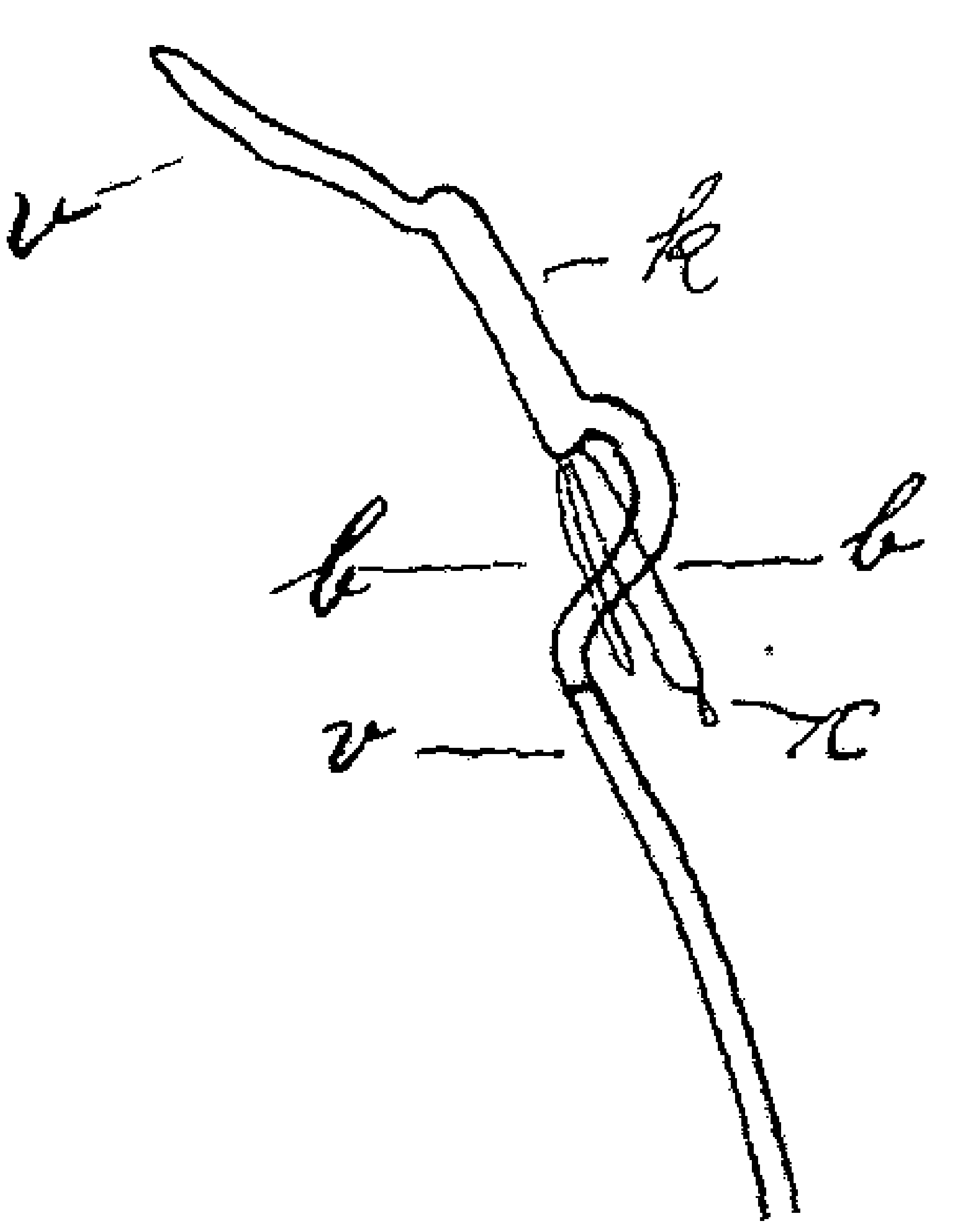


Fig. 5. Konidienträgerzelle (*k*) von Penicillium glaucum, in Nährlösung untergetaucht, vegetative Hyphen (*v*) treibend. *b* = zwei tragende Zellen, die abgestorben sind; *c* abgestorbene Konidienanlage. Vergr. 350.

## Zusammenfassung.

Bei Penicillium glaucum und Aspergillus niger ist eine jede einzelne Zelle befähigt, die embryonale Tätigkeit aufzunehmen. Wie weit ohne Einbuße der embryonalen Eigenschaften die formative Änderung einer Zelle gehen darf, lehren z. B. die Versuche mit dem Konidienträger von Aspergillus niger. Ein solches Verhalten ist natürlich nur bei niederen Organismen möglich, da bei höheren Pflanzen „die Ausgestaltung von Organen und Geweben besonderer morphologischer und funktioneller Bedeutung eine bestimmte Differenzierung fordert"[2]. Bei diesen Organismen, die sich „noch nicht allzuweit vom Begriffe der Zellkolonie entfernen"[3], besitzt jede Zelle noch eine ziemlich große Selbständigkeit, die dann zutage tritt, wenn die durch den Verband bedingten Korrelationen aufgehoben werden.

---

[1] Brefeld, l. c. Heft II. pag. 29.

[2] Pfeffer, l. c. Bd. II, pag. 4.

[3] Tobler, Ber. d. bot. Gesellsch., Bd. XXI, pag. 299.

## II. Versuche mit höheren Pilzen.

Als Versuchsobjekte verwandte ich in erster Linie zwei Pilze, an denen bereits ausgedehntere Untersuchungen gemacht worden sind: Coprinus ephemerus und Agaricus campestris. Damit waren mir zwei Vertreter der Pilze gegeben, deren Fruchtkörper stets scharf in Hut und Stiel gegliedert ist. Weitere Versuche stellte ich mit Formen der Gattung Xylaria an, und zwar standen mir zwei Objekte zur Verfügung: Xylaria hypoxylon und Xylaria arbuscula, eine Art, die man oft an den Kübeln tropischer Pflanzen in Gewächshäusern findet. — Von den Pilzen, deren Fruchtkörper in der Regel weniger differenziert ist und wie sie zu einem großen Teil den Polyporeen angehören, benutzte ich Polyporus versicolor, Polyporus candicinus, Polyporus Braunii und Daedalea unicolor. Außerdem untersuchte ich noch das Sklerotium von Claviceps purpurea.

Was über die Reproduktions- und Regenerationsfähigkeit dieser und anderer höherer Pilze bereits bekannt ist, habe ich in der Einleitung zusammengestellt. Gelegentlich werde ich an gegebener Stelle noch ausführlicher darauf zurückkommen.

### 1. Coprinus ephemerus.

Zu meinen Untersuchungen Coprinus ephemerus heranzuziehen, bewog mich der Umstand, daß **Brefeld** nur eine kurze Mitteilung von der Reaktionsfähigkeit dieses Pilzes macht. Er beschränkt sich nämlich auf folgende Angabe: „Die Fruchtkörper sprossen vor ihrer Sporenreife je nach Umständen zu neuen Fruchtkörpern oder Myzelien aus, und zwar sogleich in jeder Zelle und in jedem Stadium der Entwicklung“ 1). Außerdem läßt er die Frage offen, ob der Fruchtkörper von Coprinus ephemerus ebenso den weggeschnittenen Hut zu regenerieren vermag, wie es bei Coprinus stercorarius konstatiert wurde.

Um den Fruchtkörper von Coprinus ephemerus zu erhalten, bedeckt man frischen Pferdemist mit einer Glasglocke. Man hat nur dafür zu sorgen, daß das Substrat in mäßiger Feuchtigkeit erhalten wird und genügendes Licht bekommt, und nach ungefähr 10 Tagen erscheinen dann die ersten Fruchtkörper von Coprinus ephemerus.

Es fällt nun nicht schwer, eine Reinkultur von diesem Pilze herzustellen. Man sterilisiert Pferdemist, der sich in Kristallisierschalen befindet an drei aufeinanderfolgenden Tagen, jedesmal ungefähr 2 Stunden, und verfährt dann in folgender Weise: man löst einen Fruchtkörper, von dem man annimmt, daß er noch im Laufe der folgenden Nacht

---

1) **Brefeld**, l. c. Heft III, pag. 114.

fruktifizieren wird, von seinem Substrat und befestigt ihn über sterilisiertem Papier, das sich in einer ebenfalls keimfreien Kristallisierschale befindet. Am nächsten Morgen hat der Fruchtkörper zahlreiche Sporen ausgestreut, und man kann nun mit diesen Sporen den sterilisierten Mist impfen. Auf diesem Substrat kommen dann nach etwa 3 Wochen die ersten jungen Fruchtkörper hervor.

Teilstücke von Fruchtkörpern, die bereits Hut und Stiel differenziert hatten, untersuchte ich in der Weise, daß ich eine Nahrungszufuhr von außen möglichst zu verhindern suchte. Zu diesem Zwecke hob ich Fruchtkörper von ihrem Nährsubstrat ab und halbierte sie auf einem sterilisierten Objektträger durch einen Längsschnitt, so daß jedes Teilstück aus einem halbierten Hute und einem halbierten Stiele bestand. Ich übertrug diese Teilstücke auf feuchtes Fließpapier, das in einer Kristallisierschale ausgebreitet war. Kristallisierschale mit Fließpapier hatte ich vorher sterilisiert. Nach einigen Tagen entstanden an den Teilstücken Wucherungen von seiten der Hyphen. Nach meinen Beobachtungen traten an einem Teilstück nie mehr als zwei solcher Hyphenwucherungen auf, in der Regel war es nur eine. Wie eine Betrachtung unter der Lupe lehrte, wurden diese Wucherungen von einem lockeren Hyphengeflecht gebildet. Der Ort ihrer Entstehung war ganz beliebig gewählt. Sie traten sowohl am Stiele, als auch am Hute auf, und zwar ebenso oft auf der Schnittfläche, wie auf den unverletzten Partieen; sogar an den Lamellen waren sie hin und wieder zu konstatieren.

Die Hyphenwucherungen verdichteten sich allmählich und ließen ganz deutlich Stiel und Hut hervortreten. Eine Entwicklung bis zur Sporenreife konnte jedoch in keinem Falle beobachtet werden.

Bei anderen Versuchen verfuhr ich in der Weise, daß ich zunächst ebenfalls den Fruchtkörper vom Substrat abhob, dann aber den Hut vom Stiel trennte und so beide Teile isoliert auf Fließpapier auslegte. Auch stellte ich noch kleinere Teilstücke her, indem ich einmal den Fruchtkörper durch zwei aufeinander senkrecht stehende Längsschnitte in vier Teile zerlegte, ein anderes Mal den isolierten Hut oder Stiel halbierte. Der Erfolg war derselbe, wie er oben beschrieben wurde: An allen diesen Teilstücken traten 1—2 neue Fruchtkörper auf. Wieder waren es sowohl die Oberflächenzellen, als auch die Zellen der Schnittflächen am Hut und am Stiel, von denen die Ersatztätigkeit ausgeführt wurde. Auch Lamellenzellen begannen in einzelnen Fällen auszusprossen, um dann weiterhin einen neuen Fruchtkörper entstehen zu lassen.

Ein Vergleich mit den entsprechenden Untersuchungen Brefelds an Coprinus stercorarius läßt einige kleine Unterschiede in den Resultaten erkennen.

Zunächst konnte Brefeld fast stets eine größere Anzahl von reproduzierten Fruchtkörpern feststellen. Am inneren Rande eines isolierten Hutes von Coprinus stercorarius entstanden z. B. in einem Falle gegen 70 Sprossungen, „und jede von ihnen kam soweit in der Entwicklung, daß man Hut, Stiel und Volva deutlich erkennen konnte“[1]. Dagegen sah ich bei meinen Versuchen zunächst nur einen neuen Fruchtkörper hervorgehen, in wenigen Fällen waren es zwei, und zwar war das auch der Fall bei den größten Teilstücken, die ich verwandte.

Weiter hebt Brefeld hervor, „daß vorzugsweise die Schnittflächen auswachsen“[2]. Dagegen mußte ich feststellen, daß bei Coprinus ephemerus von einer Bevorzugung der Wundstelle nichts zu merken war; denn die Wucherungen traten ebenso oft an den unverletzten Teilen des Stieles und des Hutes auf wie an deren Schnittflächen.

Was aber Brefeld als wesentlichstes Ergebnis bei seinen Versuchen an Coprinus stercorarius und Coprinus ephemerus fand, daß nämlich reproduktionsfähige Zellen in allen Teilen des Fruchtkörpers vorhanden sind[3], wurde bei Coprinus ephemerus noch einmal bestätigt.

In eine ganz andere Richtung wird die Ersatztätigkeit gelenkt, wenn die Außenbedingungen in der Weise geändert werden, daß das Versuchsobjekt anstatt in eine nahrungsarme Umgebung auf ein nährstoffreiches Substrat gebracht wird. Wie bei den vorhergehenden Versuchen halbierte ich junge Fruchtkörper von Coprinus ephemerus durch Längsschnitte, legte aber jetzt die Teilstücke auf sterilisierten Mist, der sich in gleichfalls sterilisierten Kristallisierschalen befand. Der Erfolg war der, den auch Brefeld an diesem Pilze, wie an Coprinus stercorarius eintreten sah[4]. Schon am nächsten Tage nach der Auslage beginnt die größte Zahl der nach außen gelegenen Zellen des Hutes und des Stieles, und zwar sowohl an der unverletzten Oberfläche, wie an den Schnittflächen zu Myzel auszuwachsen. — Dasselbe gelang auch an kleineren Teilstücken, die ich aus dem Fruchtkörper herstellte.

Durch diese Versuche wird noch einmal bestätigt, was sich schon aus den ersten Versuchen ergab, daß nämlich trotz der hohen Differenzierung des Fruchtkörpers Hut- und Stielzellen die Fähigkeit zum

---

[1] Brefeld, l. c. Heft III, pag. 74.

[2] Ders., l. c. Heft III, pag. 74.

[3] Ders., l. c. Heft III, pag. 74 u. 75.

[4] Ders., l. c. Heft III, pag. 80 ff.

Auswachsen besitzen und zum Ausgangspunkt neuer Organismen werden können.

Es galt nun noch zu entscheiden, ob auch der auf dem Nährsubstrat stehenbleibende Fruchtträger von Coprinus ephemerus den weggeschnittenen Hut zu regenerieren vermag, wie es Brefeld bei Coprinus stercorarius beobachtete. Zu meinen Versuchen wählte ich verhältnismäßig junge, aber kräftige Objekte aus, denen ich mit einem schnellen Schnitt den Hut abtrennte. Eine Sprossung der durch die Verletzung freigelegten Stielzellen zwecks einer Regeneration des Hutes unterblieb jedoch. Aber auch seitlich, an dem unverletzten Teile des Stieles traten keine Wucherungen auf, wie es Brefeld wahrnahm, wenn er, um eine Regeneration zu verhindern, die Schnittfläche verklebte[1]). Dagegen wuchsen in der Nähe der Stielbasis, aber vom Myzel aus eine Anzahl, meist 3—5, kümmerlicher Fruchtkörper hervor. Oft hatte es den Anschein, als ob sie ihre Entstehung aus dem Fruchtträger genommen hätten. Eine genauere Untersuchung ergab aber stets, daß ihre Bildung vom Myzel ausging. Offenbar steht diese Erscheinung in einem korrelativen Zusammenhange mit der Verletzung. Auch an dem Sklerotium von Coprinus stercorarius, auf dem bei Brefelds Versuch der seines Hutes beraubte Fruchtträger stehen blieb, keimten nach dem Abschneiden des Hutes Fruchtanlagen aus[2]), die von Brefeld unterdrückt wurden. Bei Coprinus ephemerus verhinderte ich ebenfalls die Bildung von Fruchtkörpern in der Nähe der Stielbasis, trotzdem kam keine Regeneration zustande. In den Stielzellen konnte die Ursache nicht liegen, daß die erwartete Reaktion ausblieb; denn deren Fähigkeit, in den embryonalen Zustand zurückzukehren, ist durch die vorhergehenden Versuche erwiesen. Jedenfalls ist es so, daß Korrelationen, die durch die reproduktive Ersatztätigkeit ausgelöst werden, die Regeneration unterdrücken[3]). Ähnliche Erscheinungen werden uns im Laufe der Arbeit noch mehrfach entgegentreten.

### 2. Agaricus campestris.

Der mannigfachen Ersatztätigkeiten reproduktiver wie regenerativer Art, die an diesem Pilze bereits bekannt geworden sind, wurde schon in der Einleitung gedacht. Jene Mitteilungen weisen darauf hin, daß in Agaricus campestris ein für unsere Untersuchungen günstiges Objekt gegeben ist. Es lag nahe, auch diesen Pilz zu Versuchen heranzuziehen.

---

[1]) Brefeld, l. c. Heft III, pag. 70.

[2]) Ders., l. c. Heft III, pag. 69.

[3]) Vergl. hierüber Pfeffer, l. c. Bd. II, pag. 208.

Die durch die Versuche mit Coprinus ephemerus gewonnenen Erfahrungen lehren, daß noch in relativ kleinen Teilen eines Fruchtkörpers soviel Nährstoffe enthalten sein können, daß auf Kosten dieser Baustoffe die Bildung neuer, wenn auch kleiner Fruchtkörper stattfinden kann; vorausgesetzt bleibt natürlich, daß dazu befähigte Zellen vorhanden sind. Von diesem Gedanken ging ich bei der ersten Versuchsreihe, die ich anstellte, aus.

Ich verwandte Fruchtkörper, an denen bereits Hut und Stiel differenziert waren. Der Hut war jedoch noch geschlossen oder begann eben, seinen Rand vom Stiel zu lösen. Infolgedessen wurden die Lamellen, die ebenfalls schon ausgebildet waren, noch vom Hutrande verdeckt, so daß sie am unverletzten Objekte nicht zu sehen waren. Die Höhe der untersuchten Fruchtkörper bewegte sich zwischen etwa 1,5 bis 3,5 cm.

Aus diesen Bemerkungen ist zu ersehen, daß die Objekte bereits sehr weit in der Entwicklung vorgeschritten waren. Daß in diesem Stadium wie bei Coprinus ephemerus und Coprinus stercorarius die Fähigkeit der Zellen, in andere Wachstumsrichtung gelenkt zu werden, noch nicht verloren ging, wird aus den Versuchen ersichtlich werden.

Ich verfuhr nun so, daß ich den Hut vom Stiel trennte und beide Teile, Hut und Stiel, in Kristallisierschalen auf feuchtes Fließpapier auslegte. Nach 3—4 Tagen machte sich an den isolierten Stielen der erste Erfolg bemerkbar, indem auf der Schnittfläche ein weißer Überzug erschien, der, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, auf eine Sprossung der den Stiel aufbauenden Hyphen zurückzuführen war. Am intensivsten wachsen die Hyphen im Zentrum der Schnittfläche. Nach der Peripherie zu wird das Wachstum immer geringer, bis es schließlich ganz aufhört, so daß der Hyphenschopf eine Fläche bedeckt, die etwa den halben Durchmesser der gesamten Schnittfläche besitzt. Die Deutung dieser Hyphensprossung behalten wir uns vor, bis eine andere Erscheinung, die ebenfalls an dem isolierten Stiele von Agaricus campestris auftrat, beschrieben worden ist.

Unter dem Versuchsmaterial befand sich ein sogenannter Zwilling, d. h. zwei Fruchtkörper waren an der Basis ihrer Stiele miteinander verwachsen; diese Stelle ist in Fig. 6 mit *a* bezeichnet. Rechts von *a* befindet sich der eine Stiel, der an seinem Ende *b*, wo der Hut aufsaß, etwas angeschwollen erscheint. Links etwas schräg in die Höhe geht der andere Fruchtträger. In *c* erkennen wir die Fläche, die durch die Entfernung des Hutes frei gelegt wurde. Der weiße Fleck, der mit *d* bezeichnet worden ist, ist der Hyphenschopf des Stieles, wie er als allgemein auftretend schon oben dargestellt wurde. An der Peripherie der Schnittfläche ist aber noch ein anderes Gebilde entstanden.

Schon eine flüchtige Betrachtung belehrt uns, daß ein neuer Fruchtkörper reproduziert worden ist. Sehen wir uns aber die Neubildung genauer an, so treten eine Anzahl von Eigentümlichkeiten hervor, die an einem normalen Fruchtkörper nicht zu beobachten sind. Zunächst fallen die unregelmäßig angeordneten Lamellen (*e*) auf, die auch nicht wie normal in einer horizontalen, sondern in einer vertikalen Ebene angelegt wurden. Außerdem sind sie nur auf der dem reproduzierenden Teilstück abgewandten Seite ausgebildet und liegen von Anfang an frei da. Über den Lamellen sehen wir ein hutartig gewölbtes Gebilde. Was sich unter den Lamellen befindet, könnten wir nach Habitus und Orientierung als Stiel ansprechen. Bemerkenswert ist noch die Art und Weise, wie die Neubildung an dem reproduzierenden Stück befestigt ist. Die Verbindung mit dem Mutterstück hat nicht der stielartige Teil, sondern die hutartig ausgebildete Partie übernommen. Infolgedessen hängt der Stiel, wie wir diesen Teil nennen wollen, ganz frei nach unten. Die Ansatzstelle (*f*) des neuen Fruchtkörpers weist nur eine Stärke von ca. 2 mm auf.

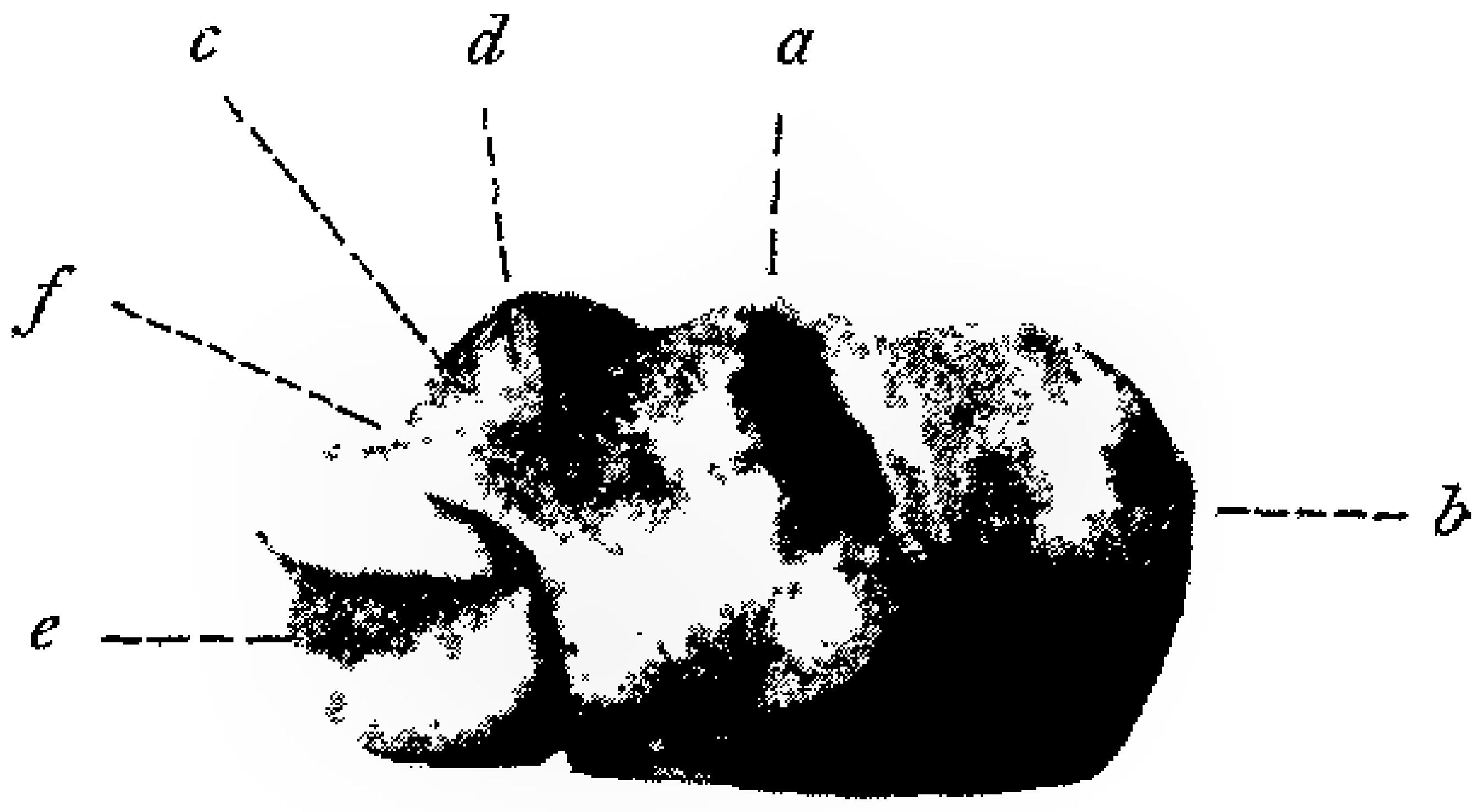


Fig. 6. Stiel von Agaricus campestris, mit reproduziertem Fruchtkörper. Etwas verkleinert.

Daß Teilstücke von Fruchtkörpern die Fähigkeit zur Reproduktion neuer Fruchtkörper besitzen können, wurde bereits durch die Untersuchungen Brefelds an Coprinus festgestellt. Infolgedessen bringt die soeben beschriebene Erscheinung generell nichts neues. Nur in der morphologischen Ausgestaltung des reproduzierten Gebildes tritt ein Unterschied hervor. Denn während an den Teilstücken von Coprinus normale Fruchtkörper angelegt wurden, nahm der neue Fruchtkörper am isolierten Stiele von Agaricus campestris eine Form an, die von der normalen bedeutend abweicht.

Brefeld hat nun eine Anzahl Stiele von Coprinus stercorarius, denen er den Hut weggeschnitten hatte und die dann neue normale Fruchtkörper reproduzierten, durch Zeichnung wiedergegeben[1]. Die Betrachtung dieser Figuren läßt eine weitere Übereinstimmung zwischen Coprinus und Agaricus erkennen. Denn fast alle Stiele von Coprinus stercorarius tragen auf ihrer Schnittfläche einen Hyphenschopf, wie er auch auf der Schnittfläche vieler Stiele von Agaricus campestris entstand und wie ihn auch die Schnittfläche des in Fig. 6 *d* dargestellten Objektes zeigt. Auch bei Coprinus stercorarius sind an dieser Bildung nur die im Zentrum der Schnittfläche gelegenen Zellen beteiligt. Brefeld erwähnt diese Bildung erst in der Erklärung seiner Figuren.

---

[1] Brefeld, l. c. Heft III, Tafel III, Erklärung dazu pag. 210.

Da wir wissen, daß bei Coprinus stercorarius alle Stielzellen zum Auswachsen befähigt sind, so kann das Aussprossen der mittleren und das Verharren der äußeren im Ruhezustande nur der Ausdruck eines korrelativen Wirkens sein. Tatsächlich ging auch in einigen Fällen aus einem solchen Hyphenschopf ein neuer Fruchtkörper hervor. Brefeld nennt deshalb die nicht zur Entwicklung kommenden Hyphenschöpfe „primäre Fruchtanlagen"[1]).

Haben wir Grund, die Hyphensprossungen auf der Schnittfläche des Stiels von Agaricus campestris in derselben Weise zu deuten? Da bei Agaricus campestris die Bildung eines Fruchtkörpers aus einem solchen Hyphenschopfe unterblieb, so erhält eine solche Deutung erst dann eine gewisse Berechtigung, wenn wir nachweisen können, daß, wie bei Coprinus stercorarius, alle freigelegten Stielzellen wachstumsfähig sind. Denn dann müßte ebenfalls das Auswachsen eines beschränkten Teils befähigter Zellen als Erfolg eines korrelativen Wirkens aufgefaßt werden, das natürlich keinen anderen Zweck haben kann, als einen neuen Fruchtkörper zu bilden. Der Nachweis von der Wachstumsfähigkeit aller Stielzellen soll durch einen anderen Versuch erbracht werden.

Ich schnitt sowohl aus dem Stiel, als auch aus dem Hute sterile Teilstücke heraus und brachte sie in eine mit feuchtem Fließpapier ausgelegte, sterilisierte Kristallisierschale. An diesen Teilstücken entstanden ebenfalls Hyphensprossungen. Sie unterscheiden sich aber wesentlich von denen, die am isolierten Stiele auftraten. Denn während am Stiele nur die Hyphen einer bestimmten Stelle, nämlich der Mitte der Schnittfläche zu sprossen begannen, sind an diesen Teilstücken die wachsenden Hyphen über die ganze Außenfläche verteilt, so daß diese mit einem feinen weißen Überzuge bedeckt erscheint. Diese Tatsache beweist zunächst, daß wohl alle Zellen des Hut- wie des Stielinneren zu wachsen vermögen; auf jeden Fall sind mit dieser Fähigkeit nicht nur die wenigen Zellen ausgestattet, die auf der Schnittfläche des Stieles aussprossen. Da weiter an diesen Teilstücken keine Stelle vor der anderen bevorzugt ist, die Sprossungen vielmehr gleichmäßig über die ganze Oberfläche verteilt sind, so darf man wohl annehmen, daß am isolierten Stiele von Agaricus campestris wie bei Coprinus stercorarius innere Einflüsse vorliegen, die auf Bildung eines neuen Fruchtkörpers auf der Schnittfläche hinzielen, und es bleibt nicht ausgeschlossen, daß man noch einen derartigen Erfolg verzeichnen kann.

---

[1]) Brefeld, l. c. Heft III, pag. 210.

Da beide Pilze, Agaricus und Coprinus, bis jetzt so augenfällig übereinstimmten, so mußte die Frage auftauchen, ob es nicht gerade so wie bei Coprinus stercorarius möglich sei, die aussprossenden Zellen, die an isolierten Teilstücken von Agaricus campestris auftreten, in vegetatives Myzel überzuführen.

Steril aus Hut oder Stiel herauspräparierte Teilstücke wurden deshalb auf sterilisierten Mist gelegt. der sich in sterilisierten Kristallisierschalen befand. Auch an diesen Teilstücken begannen die nach außen gelegenen Zellen in der Weise auszusprossen, wie es oben beschrieben worden ist. Es gelang jedoch nicht, die Teilstücke zur Bildung von Myzel zu bringen, was nach den Gesamterfahrungen anzunehmen berechtigt war.

### 3. Xylaria arbuscula und Xylaria hypoxylon.

Durch Hennings ist schon eine reproduktionsfähige Form von Xylaria bekannt geworden, und zwar gehört sie der Gattung Kretschmeria an[1]). Wenn die Spitzen der jungen Konidienpilze von Nacktschnecken abgenagt werden, so entwickeln sich auf den zurückbleibenden Stielstümpfen „kopfförmige Fruchtkörper“. Da, wie wir wissen, Xylaria nacheinander zwei Arten von Fortpflanzungsorganen hervorbringt, nämlich zuerst Konidien und darnach in Perithezien die morphologisch höher stehenden Askussporen, so fragt es sich, welche von beiden Arten die reproduzierten Fruchtkörper, die Hennings beobachtete, gebildet haben. Hennings gibt darüber keine Auskunft. Uns war die Entscheidung dieser Frage unmöglich, da uns der Pilz nicht zur Verfügung stand.

Dagegen wurde eine große Anzahl ähnlicher und anderer Operationen mit Xylaria arbuscula angestellt. Xylaria arbuscula ist wie Kretschmeria ein tropischer Pilz, der im Warmhause auf einem Kübel gefunden wurde, an dessen Innenrande er einen ausgedehnten Rasen bildete.

Die durch Schneckenfraß hervorgerufene und von Hennings beobachtete Reproduktion versuchte ich an Xylaria arbuscula in der Weise

---

1) Hennings, l. c. pag. 140.

zu wiederholen, daß ich solchen Objekten, die noch nicht fruktifiziert hatten, die äußersten, weißlich gefärbten Spitzen in einer Länge von durchschnittlich 1 mm abschnitt. Der verletzte Pilz blieb während des Versuchs auf seinem Substrat stehen. Die nun einsetzende Wachstumstätigkeit brachte ein anderes Gebilde hervor, als es Hennings an Kretschmeria beschreibt.

Schon nach 24 Stunden waren sämtliche durch den Schnitt freigelegten Hyphen ausgesproßt und hatten nach 3—4 Tagen die weggenommenen Spitzen so vollkommen ersetzt, daß auf Längsschnitten der Ort der Verwundung nicht wiedergefunden werden konnte. Es liegt also hier ein Fall echter Regeneration vor.

Bei den weiteren Untersuchungen mit Xylaria arbuscula verfuhr ich nach der Methode, die schon bei Coprinus und Agaricus mit Erfolg angewandt wurde. Ich stellte Teilstücke her, die ich in Kristallisierschalen auf feuchtes Fließpapier auslegte. Eine Variation der in dieser Weise angestellten Versuche war deshalb möglich, weil Xylaria arbuscula in allen Phasen fortschreitender Entwicklung bis und nach der Bildung der Askussporen reaktionsfähig bleibt.

Nach der angedeuteten Methode behandelte ich noch einmal solche Objekte, die sich als fähig erwiesen hatten, die weggeschnittene Spitze zu regenerieren, an denen also noch keine Fortpflanzungsorgane gebildet waren. Die etwa 3 mm langen, auf feuchtes Fließpapier ausgelegten und durch Querschnitte hergestellten Teilstücke hatten nach Verlauf von 2 Tagen auf beiden Schnittflächen weiße Hyphenschöpfe reproduziert, die eine Länge von 1,0—1,5 mm gewannen. Zwei bis drei Tage später lehrte ein feiner weißer Staub, der bei der geringsten Berührung niederrieselte, sowie die mikroskopische Betrachtung dünner Längsschnitte, daß die hervorgesprossenen Hyphen Konidien abgeschnürt hatten. Gleichzeitig bestätigte das mikroskopische Bild, was schon eine makroskopische Betrachtung vermuten ließ, daß nämlich nur die weißen Markhyphen an der Sprossung beteiligt sind, während die unter dem Mikroskop bräunlich gelb erscheinenden Rindenzellen sich passiv verhalten.

Die Rindenschicht besteht, wie schon de Bary angibt[1], aus toten Zellen, die infolgedessen nicht an der Reproduktion teilnehmen können. Das geht auch aus einem anderen Versuche hervor, zu dem ich aber Objekte nahm, die an ihren Spitzen bereits Konidien trugen. Ich verfuhr so, daß ich die Enden der Teilstücke, die wiederum durch Quer-

---

1) de Bary, l. c. pag. 60.

schnitte hergestellt waren, in einer Bunsenflamme abtötete, um die Schnittflächen am Aussprossen zu verhindern. Etwa 2 Tage nach dieser Operation trat an irgend einer vorher nicht zu erkennenden oder zu bestimmenden Stelle der unverletzten Außenseite des Teilstücks eine Hyphensprossung auf, die sich durch ihre weiße Färbung scharf gegen die schwarze Rinde abhob. Auf dünnen Querschnitten kann man sehen, wie die Sprossungen entstehen. Unter der Rindenschicht findet eine lebhafte Vermehrung der Markhyphen statt, so daß schließlich die Rinde gesprengt und von den wachsenden Hyphen beiseite gedrängt wird.

In vielen Fällen hört aber das Wachstum der Sprossung nach dem Durchbruch durch die Rinde noch nicht auf. Wie bei den entsprechenden Versuchen an Coprinus ephemerus und Agaricus campestris wird vielmehr die Bildung eines neuen Fruchtkörpers angestrebt. Die Sprossung verlängert sich und steht in einem Winkel von 45—90° zweigartig vom Teilstück ab. Gleichzeitig färben sich von der Basis aus die Zellen der Außenseite dunkler, so daß schließlich nur die fortwachsende Spitze die ursprüngliche weiße Färbung bewahrt. Hört das Wachstum endlich auf, so werden von dieser Spitze Konidien abgeschnürt. Die ganze Bildung zeigt jetzt alle Charaktere eines normalen Fruchtkörpers auf der Stufe der Konidienfruktifikation. In einzelnen Fällen übertrifft der neue Fruchtkörper bei weitem die Länge des reproduzierenden Teilstücks; dafür bleibt aber dann, der beschränkten Nahrungszufuhr entsprechend, der Querschnitt sehr schmal.

Die Reproduktion von Fruchtkörpern, wie sie eben konstatiert wurde, wird auch, und das macht diesen Pilz besonders interessant, an älteren Objekten ausgeführt, die bereits die beiden für diesen Pilz so charakteristischen Formen der Fruchtbildung durchlaufen haben. Derartige ältere Objekte, die sich an dem keulenförmig angeschwollenen Stroma kenntlich machen, schneidet man vom Substrat ab und bringt sie auf feuchtes Fließpapier, wo sie nach etwa 2 Tagen auszusprossen beginnen. Die Aussprossungen werden meist unter der schwarzen Rindenschicht des Fruchtträgers, die sie dann durchbrechen, angelegt; hin und wieder entstehen sie auch auf der Schnittfläche des Fruchtträgers. In allen Fällen stellen sie die Anlagen neuer Fruchtkörper dar, deren vollständige Ausbildung sich nach einem Verlauf von weiteren 3 Tagen vollzogen hat. So zeigt Fig. 7 einen ausgelegten Fruchtkörper, an dessen Stiel fünf neue Fruchtkörper produziert wurden, und zwar ist einer dieser Fruchtkörper auf der Schnittfläche des Stiels (*h*) entstanden. Die Spitzen der jungen Fruchtkörper schnüren Konidien ab, die bei der geringsten Erschütterung in großen Mengen zu Boden fallen.

Ich veränderte nun den Versuch in der Weise, daß ich das Stroma vom Fruchtträger trennte und so beide Teile isoliert betrachten konnte. Der Fruchtträger produzierte wieder eine Anzahl neuer Fruchtkörper, während das Stroma keinerlei Wachstumstätigkeit erkennen ließ, anscheinend sterben seine Zellen sofort nach der Bildung der Sporen ab.

Überblicken wir noch einmal die mit Xylaria arbuscula unternommenen Versuche, so gelangen wir zu folgenden Ergebnissen:

Wie bei Coprinus ephemerus konnte nachgewiesen werden, daß alle lebenden Zellen des Fruchtkörpers von Xylaria arbuscula die Fähigkeit zur Reproduktion besitzen.

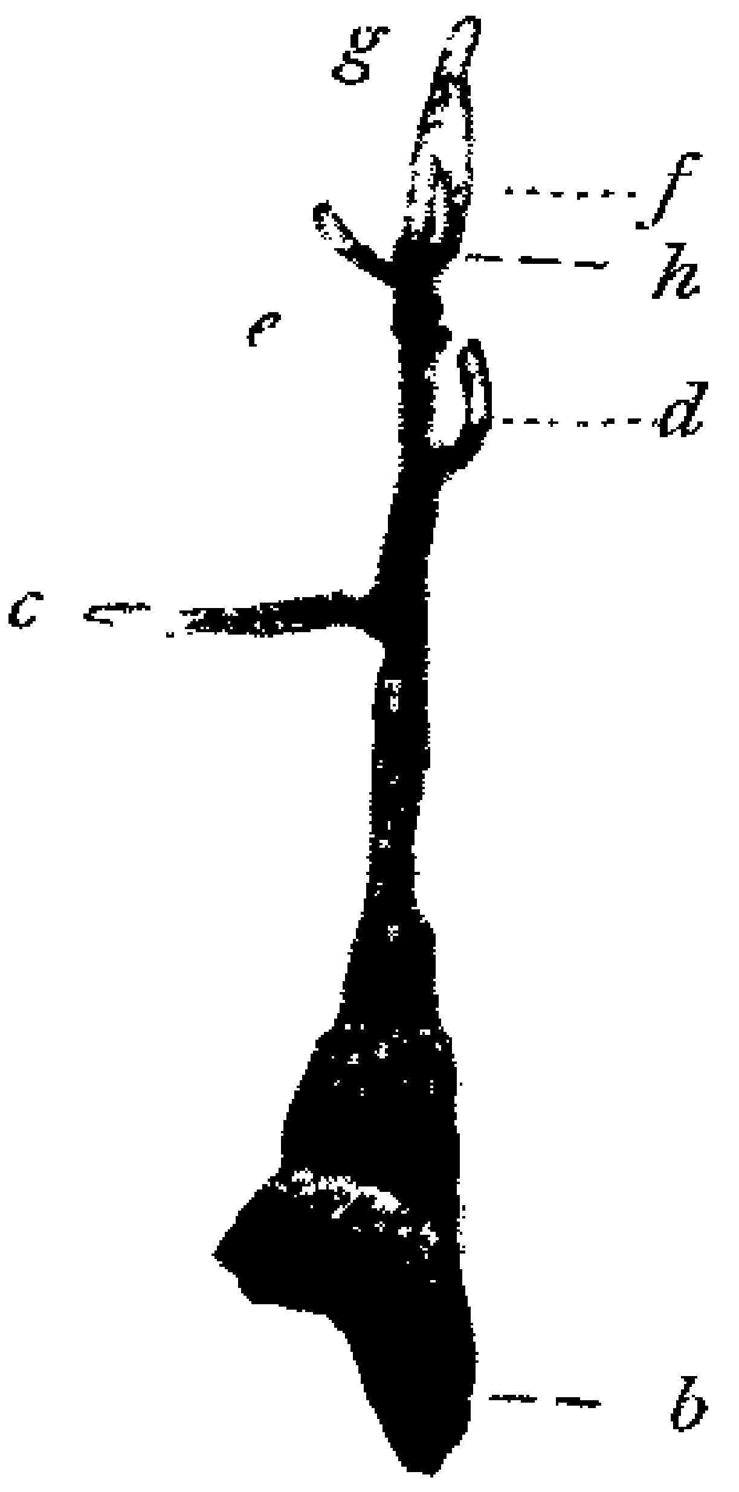


Fig. 7.
Xylaria arbuscula.
*b* Stroma mit den Peritherien; *c*, *d*, *e*, *f*, *g* reproduzierte Fruchtkörper; *h* die Stelle, wo der Fruchtkörper vom Substrat entfernt wurde.
Natürl. Größe.

Lebend und reproduktionsfähig bleiben auch die Zellen im Fruchtträger solcher Objekte, die bereits beide Fruktifikationsprozesse durchlaufen haben. Analoges Verhalten, daß bestimmte Teile eines Fruchtkörpers auch nach Abschluß der Fruktifikation lebende und reproduktionsfähige Zellen konservieren, kennen wir bereits von dem schon mehrfach erwähnten und von **Biffen** untersuchten Agaricus velutipes.

An den isolierten Teilstücken jüngerer Objekte, worunter ich alle Fruchtkörper vor Anlage des Stromas mit den Askussporen verstehe, vollzieht sich, falls keine hindernden Einflüsse hinzukommen, die reproduktive Tätigkeit an der Schnittfläche. Wird dagegen die Reproduktion an der Schnittfläche von vornherein unmöglich gemacht, so tritt sie an irgend einer Stelle unter der Rindenschicht ein, die in diesem Falle durchbrochen werden muß.

An Teilstücken älterer Objekte mit ausgebildetem Stroma werden meist mehrere Fruchtkörper angelegt, und zwar sowohl auf der Schnittfläche, wie auf den unverletzten Seitenflächen.

Die reproduzierten Fruchtkörper haben mehr oder weniger einen Habitus, wie ihn der Pilz während der Konidienfruktifikation zeigt, und zwar erinnern sie um so mehr an normale Fruchtkörper, je älter das Objekt ist, von dem die Reproduktion ausgeführt wurde.

Im Zusammenhange mit der ausgezeichneten Reproduktionsfähigkeit steht die Regenerationsfähigkeit auf dem natürlichen Substrat stehenbleibender Objekte, die noch nicht fruktifiziert haben, insofern dieselben die äußerste Spitze, die ihnen weggeschnitten wird, vollkommen zu ersetzen vermögen.

Ähnliche Resultate ergaben die Versuche mit Xylaria hypoxylon. Die Zahl der mit diesem Pilze unternommenen Untersuchungen war aber bei weitem kleiner, weil uns nur solche Objekte zur Verfügung standen, die gerade Konidien abschnürten oder im Begriffe waren, es zu tun. In der üblichen Weise stellte ich wieder durch Querschnitte Teilstücke aus dem Fruchtkörper her, die auf feuchtes Fließpapier gelegt wurden. An allen Versuchsobjekten war schon am Tage nach der Operation eine rege Wachstumstätigkeit zu konstatieren. Das Endresultat dieser Wachstumstätigkeit fiel aber an den verschiedenen Teilstücken sehr verschieden aus, und zwar handelte es sich dabei darum, welcher Partie des Fruchtkörpers das Teilstück entnommen war. An den Schnittflächen der Teilstücke, die dem basalen Teile des Fruchtkörpers angehörten, gingen weiße Hyphenschöpfe hervor, die eine Länge von 2—3 mm erreichten Auch hier ließ sich nachweisen, daß nur die Markhyphen zu wachsen beginnen, so daß sich die Hyphensprossung scharf gegen die periphere Rindenschicht absetzt. Während aber bei Xylaria arbuscula an Gebilden gleicher Art Konidien abgeschnürt wurden, unterblieb hier die Bildung derartiger Fortpflanzungsorgane. Die Hyphenschöpfe färbten sich mit der Zeit dunkel und gingen mit dem Mutterstück zugrunde.

Daß aber Nährstoffe für weit bedeutendere Leistungen in solchen Teilstücken vorhanden sind, lehrt ein anderer Versuch. Nimmt man die Hyphenschöpfe am zweiten Tage nach ihrer Entstehung durch einen Querschnitt weg, der ungefähr 2 mm hinter der ursprünglichen Schnittfläche einsetzt, so lassen die nunmehr frei gelegten Hyphen nach zwei Tagen neue Schöpfe hervorgehen, die die Länge der zuerst angelegten erreichen. Diesen Versuch kann man fortsetzen, bis das Teilstück abstirbt.

Die jüngeren Teilstücke, mehr dem Scheitel entnommen, besaßen dagegen eine ausgezeichnete Reproduktionsfähigkeit. Die Neubildungen, die sie hervorbrachten, differenzierten sich zu Gebilden, wie sie während der normalen Entwicklung am Organismus entstehen. So zeigt Fig. 9 mit *b* ein ausgelegtes Teilstück. Im Kulturgefäße ist ein neues Organ (*a*) daran entstanden, das den Habitus eines normal wachsenden Fruchtkörpers hat und das eben die charakteristische dichotomische Verzweigung vollzogen hat. Interessant ist das durch Fig. 8 wiedergegebene Objekt. Der ursprüngliche Scheitel liegt in *V*, bei *a* ist das Objekt vom Muttersproß entfernt worden. An diesem basalen Ende hat sich ein neues Organ gebildet, das durchaus einem jungen Fruchtkörper gleicht. Die Neubildung bei Fig. 9 erreicht fast die Länge des Mutterstückes, die bei Fig. 8 bis zwei Drittel derselben.

In derselben Weise wie bei Xylaria arbuscula tötete ich die Wundflächen der Teilstücke in der Flamme ab. Ein Erfolg analog wie bei Xylaria arbuscula, daß die Rindenschicht durch eine seitliche Sprossung durchbrochen wird, blieb aber aus.

Die Untersuchungen ergaben also, daß die Zellen des Fruchtkörpers von Xylaria hypoxylon in ihrer Qualität sehr voneinander abweichen. Zu wachsen vermögen zwar alle lebendigen Zellen, wenn sie durch Verwundung dazu angeregt werden. Eine Reproduktion kann aber nur von den jüngeren Zellen in der Nähe des Scheitels ausgeführt werden, den älteren Zellen in der Gegend der Stielbasis fehlt die Fähigkeit dazu. Bei Xylaria hypoxylon liegen also die reproduktionsfähigen Zellen in der Nähe des Vegetationspunktes, den dieser Pilz besitzt. Daß aber mit dem Vorhandensein eines Vegetationspunktes nicht ein qualitativer Unterschied zwischen älteren und jüngeren Zellen verbunden sein muß, lehren die Versuche mit älteren Fruchtkörpern von Xyl. arbusc.

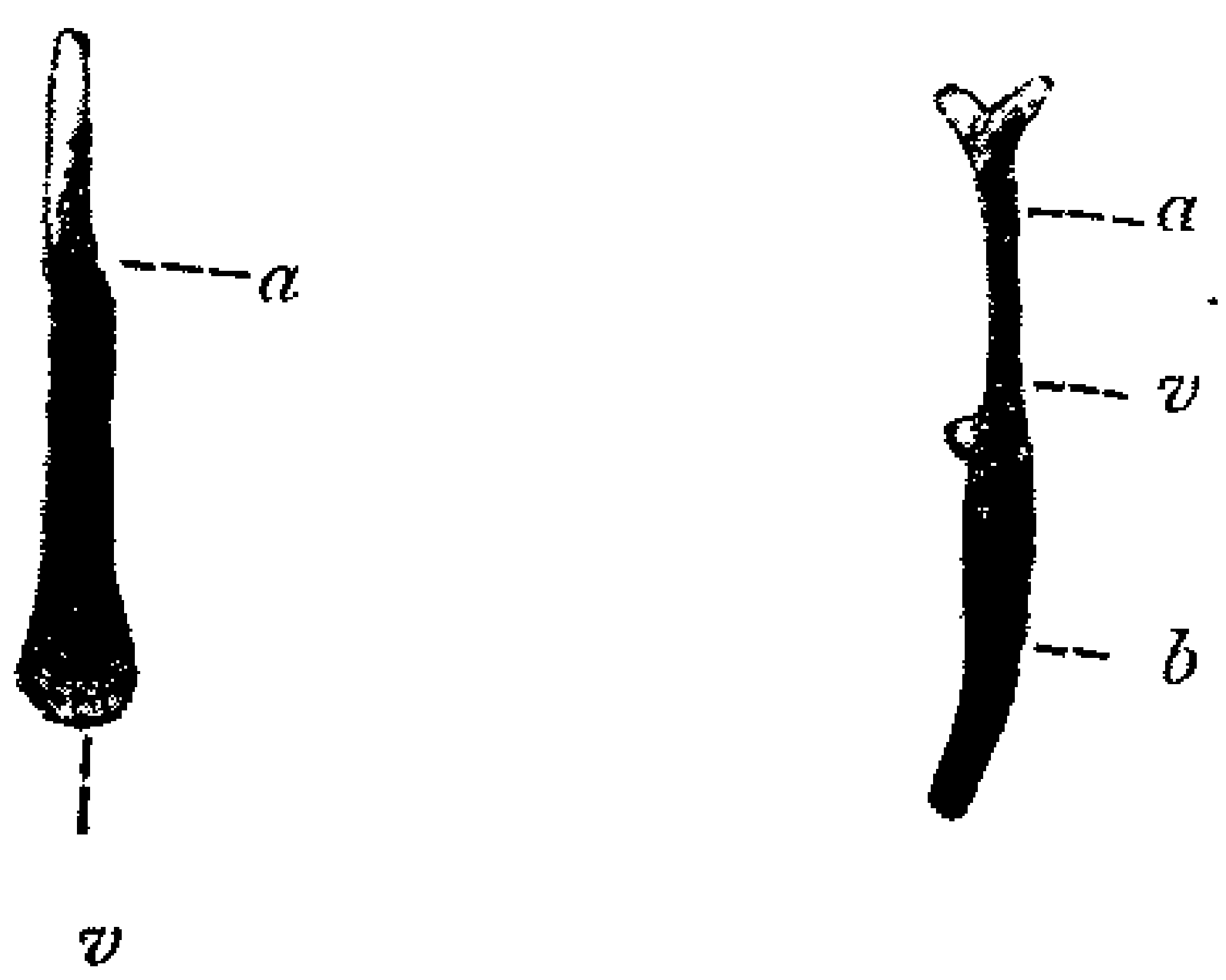


Fig. 8. Fig. 9.
Reproduzierende Teilstücke von Xylaria hypoxylon. *v* die ursprünglichen Vegetationspunkte, *a* Neubildungen. Natürl. Größe.

### 4. Daedalea unicolor, Polyporus versicolor L., Polyporus caudicinus Schroet. (= Polyporus sulphureus Fr.), Polyporus Braunii.

Daß wir an diesen langsamer wachsenden, meist derberen Pilzen auch jene Reaktionen erwarten durften, wie wir sie an Xylaria, Agaricus und Coprinus kennen lernten, beweist das Verhalten des von Goebel untersuchten Stereum hirsutum[1]). Goebel beließ den Pilz auf seinem natürlichen Substrate im Walde und schnitt große Teile vom Thallus weg. Aus Zeichnung und Beschreibung geht hervor, in welcher Weise der Organismus reagierte. Die Reaktion machte fast den Eindruck einer Regeneration, konnte aber doch nur als Reproduktion angesprochen werden, denn es waren neue Individuen entstanden, von denen jedes seine eigenen charakteristischen Zonen hatte. Von welchen Zellen die Reproduktion der neuen Fruchtkörper ausging, hat Goebel nicht angegeben.

---

1) Goebel, Flora 1903, pag. 143 ff.

Für meine Untersuchungen wählte ich zunächst Polyporus versicolor. Ich behandelte den Pilz im Freien, indem ich durch Schnitte verschiedene Randteile vom Thallus entfernte. Die Reaktion stimmte mit der von Goebel an Stereum hirsutum beobachteten überein, indem ebenfalls von der Schnittfläche aus neue Fruchtkörper reproduziert wurden. Nur verlief die Bildung dieser Fruchtkörper in einem wesentlich kürzeren Zeitraume. Goebel gibt für Stereum hirsutum eine Zeit von mehr als einem halben Jahre an. Bei Polyporus versicolor dagegen war schon nach 8 Tagen an dem verletzten Thallus ein bedeutender Zuwachs entstanden. Als besonders günstig erwies sich ein nach der Operation einsetzender Regen, der das Objekt zu lebhaftem Wachstum anregte.

Schon die makroskopische Betrachtung ließ vermuten, daß an der reproduzierenden Tätigkeit nur die Markhyphen (Innenhyphen) teilnehmen. Die Vermutung wurde dadurch bestätigt, daß ich Thallusteile der verschiedensten Größe, die ich auf feuchtes Fließpapier legte, untersuchte. An diesen Teilstücken wuchsen aus der Wundfläche wulstartige, kallusähnliche Gebilde hervor. Die Annahme, daß sich diese Wucherungen zu Fruchtkörpern differenzierten, bestätigte sich nicht. Zu einer solchen Leistung fehlt dem isolierten Teilstück die Fähigkeit, jedoch nicht die Nährstoffe; denn nimmt man den kallusartigen Zuwachs durch einen Schnitt weg, so beginnen die nunmehr frei gelegten Zellen auszusprossen. Immerhin reichte das Ergebnis aus, um festzustellen, daß das Wachstum von den Markhyphen ausging. Sicher dürfen wir annehmen, daß auch bei Stereum hirsutum die Reproduktionstätigkeit ihren Sitz in den Markhyphen hat.

Bei den isolierten Teilstücken von Polyporus versicolor ist die Kürze der Zeit bemerkenswert, innerhalb welcher die Reaktion sich vollzieht. Schon nach vier Tagen hatte das Auswachsen seinen Höhepunkt erreicht. Darnach begannen die Objekte abzusterben.

In der gleichen Weise untersuchte ich Daedalea unicolor, konnte aber verhältnismäßig wenig Erfolge verzeichnen. Der verletzte Thallus, der auf seinem Substrat (Kirschbaum) verblieb, reagierte gar nicht: auf den Schnittflächen der auf Fließpapier ausgelegten Teilstücke erhoben sich nur zerstreut wulstartige Wucherungen. Die gesamte Schnittfläche vermochte nicht daran teilzunehmen. Selbstverständlich kam es auch zu keiner weiteren Differenzierung. Die Reaktion ist nur als ein stellenweise einsetzendes Wachstum zu bezeichnen. Es steht aber auch hier fest, daß die wachstumsfähigen Zellen nur den Markhyphen angehören.

Weiterhin benutzte ich den an Weidenstämmen häufig auftretenden Polyporus candicinus Schroet. (= Polyporus sulphureus Fr.). An den Fruchtkörpern dieses Pilzes, die im Freien verblieben, führte ich ebenso wie Massart an Trametes gibbosus[1]) senkrechte Schnitte aus, die alle horizontalen Lagen trafen, die den verschiedenen Wachstumsperioden entsprechen. Nach Massarts Angaben scheinen sich bei Trametes gibbosus stets alle Zellen der Schnittfläche an dem auf die Verletzung folgenden Wachstum zu beteiligen, so daß nach Verlauf einer gewissen Zeit von der Wundfläche nichts mehr zu sehen ist. Das ist nach meinen Beobachtungen bei Polyporus candicinus nur dann der Fall, wenn die Schnittfläche geringen Umfang besitzt. Wird aber die Schnittfläche so orientiert, wie es oben beschrieben wurde, so unterläßt ein Teil der freigelegten Zellen das Auswachsen, und zwar ist es stets der Teil, der am weitesten vom Hymenium entfernt liegt, also der obere Rand der Schnittfläche — in Fig. 10 mit *s* bezeichnet. Die Grenze zwischen wachsenden und nicht wachsenden Zellen ist sehr streng gezogen, so daß die Neubildung scharf gegen den oberen Teil der Schnittfläche, der dauernd freiliegt, absetzt. An seiner Unterseite bildet der Neuzuwachs Hymenium (*h*), das in das Hymenium des Mutterorganismus übergeht.

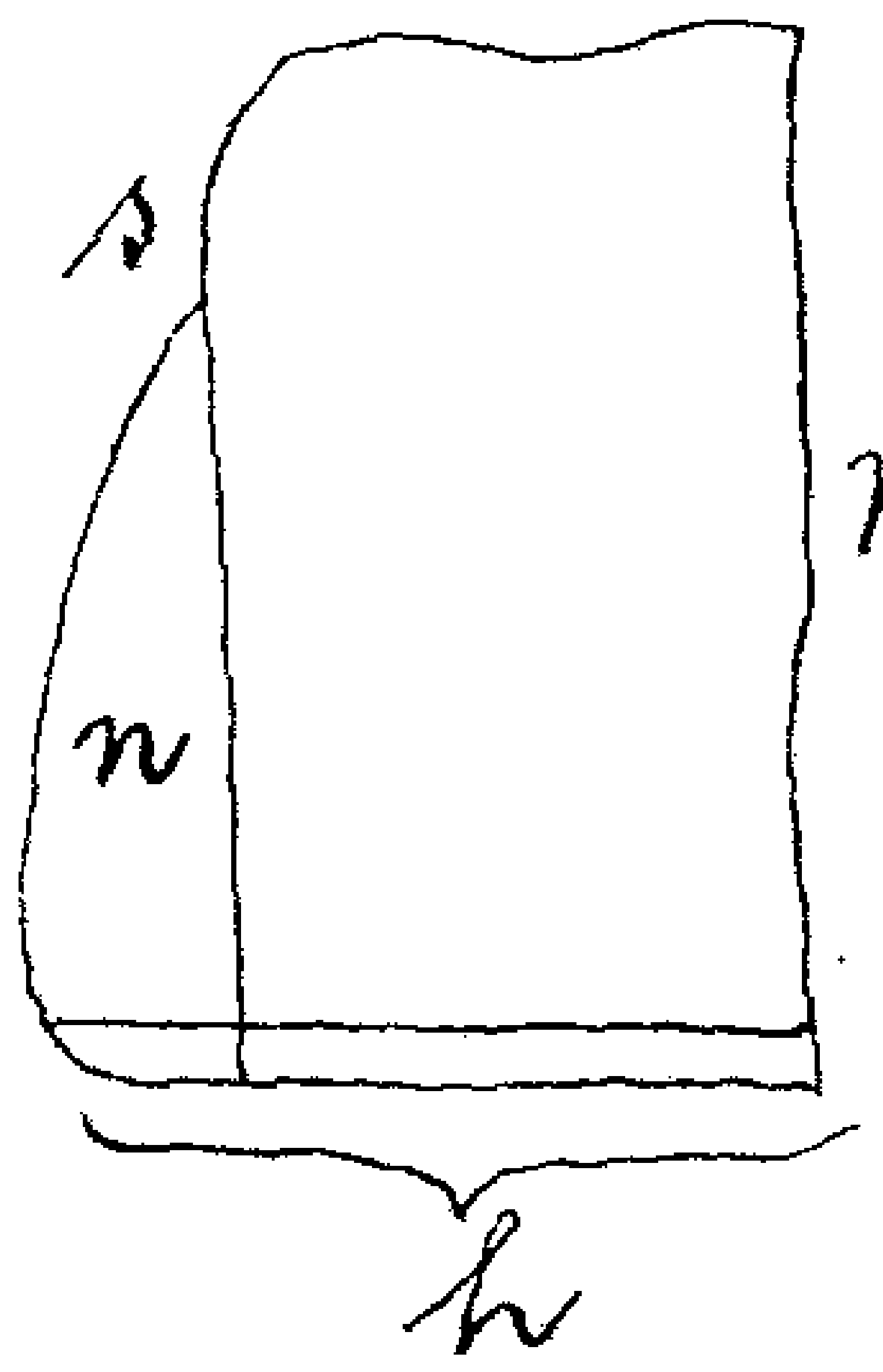


Fig. 10.
Schematischer Querschnitt durch Polyporus candicinus. *n* = Neuzuwachs, *h* = Hymenium, *s* = Schnittfläche, *r* = Ansatzfläche des Fruchtkörpers am Baum. Natürl. Größe.

Offenbar ist die Neubildung als ein neuer Fruchtkörper aufzufassen, der sich bei Polyporus candicinus nur nicht so deutlich abhebt, als es bei unseren Versuchen mit Agaricus campestris der Fall ist.

Daß wir es hier mit einer korrelativen Reaktion zu tun haben, die durch die Verletzung ausgelöst wurde, geht daraus hervor, daß nicht alle Zellen der Schnittfläche, die wachstumsfähig sind, zu wachsen beginnen. Legen wir dagegen einen Fruchtkörper, der in derselben Weise beschnitten ist, auf feuchtes Fließpapier, so beginnen an allen Stellen der Schnittfläche Zellen zu sprossen. Es müssen deshalb innere Einflüsse vorhanden sein, die an einem Fruchtkörper, der auf seinem Substrat verbleibt, nur einen Teil der freigelegten Zellen zum Auswachsen bestimmen. Es liegt hier wieder ein Beispiel vor, daß nicht

---

1) Massart, l. c. pag. 19.

immer eine Regeneration ausgeführt wird, wo unter Umständen die Fähigkeit dazu vorhanden ist.

Daß der Pilz sehr schnell zur Reaktion bereit ist, lehrt ein Versuch, den ich am 2. Dezember, also zu einer Zeit, wo die Wachstumsperiode vorüber ist, ausführte. Ich stellte aus einem Fruchtkörper verschieden große Teilstücke her, die ich bei Zimmertemperatur von ca. 20° C auf angefeuchtetes Fließpapier auslegte. Schon am 6. Dezember waren deutliche Zellwucherungen auf den Wundflächen zu konstatieren.

An denselben Teilstücken tritt noch ein anderes Phänomen auf. Die graugrüne natürliche Oberfläche des Pilzes gewinnt an den isolierten Objekten nach zwei Tagen ein recht frisches Aussehen. Ein Druck mit dem Finger hinterläßt eine deutlich dunkel gefärbte Spur. Die Betrachtung von Schnitten sagt uns, daß auch an diesen unverletzten Oberflächenteilen ein Wachstum begonnen hat. Die äußersten Hyphenenden sind wohl immer, wenigstens zum großen Teile, abgestorben, aber durch die Wärme und die Feuchtigkeit werden die noch dazwischen- oder darunterliegenden lebenden Zellen zum Wachstum angeregt. Diese hervorwachsenden Zellen geben der Oberfläche das Aussehen, das ein normaler Fruchtkörper zu Beginn seiner Vegetationsperiode hat.

Endlich untersuchte ich noch einen Pilz, den ich im Warmhause des botanischen Gartens an der Unterseite von feuchten, morschen Bohlen fand. Er wurde als Polyporus Braunii bestimmt und ist vor allem an der chromgelben Färbung seiner Oberfläche zu erkennen.

Meine Versuche führte ich an Ort und Stelle aus, indem ich durch senkrechte Schnitte Teile von dem mit seiner ganzen Fläche dem Substrate aufsitzenden Fruchtkörper entfernte. Nach Verlauf von acht Tagen hatte der Pilz eine neue Oberfläche auf der Wunde reproduziert, die sich sofort durch ihre chromgelbe Färbung als solche zu erkennen gab. Die mikroskopische Betrachtung zeigte, daß diese Oberfläche Hyphensprossungen, senkrecht zur Schnittfläche, ihren Ursprung verdankte, daß sich also nicht die äußersten, durch die Verletzung freigelegten Hyphen gelb gefärbt hatten.

Teilstücke, im feuchten Raume bei gleicher Temperatur wie im Warmhause gehalten, verloren bald ihre schöne intensive Färbung, und ich konnte nur konstatieren, daß keine der erhofften Reaktionen eingetreten war.

Die Untersuchungen mit diesen Polyporeen lehren wieder, daß trotz ihrer spezifischen Ausbildung die lebendigen Zellen der untersuchten Pilze die Fähigkeit, bei entsprechendem Reiz von neuem die Wachstumstätigkeit aufzunehmen, nicht verloren haben. Reproduktion und Regeneration werden aber von diesen Objekten mit Ausnahme von Daedalea unicolor nur dann ausgeführt, wenn sie auf ihrem natürlichen Standorte behandelt werden. Am isolierten Teilstück trat bei unseren Versuchen, wie das regellose Auswachsen der Zellen auf der Schnittfläche einiger dieser Fruchtkörper andeutet, das korrelative Schaffen und Walten nicht ein, das zu einem reproduktiven oder regenerativen Ersatz des Hinweggenommenen führt.

### 5. Claviceps purpurea.

Die Untersuchung dieses Sklerotiums sollte nicht dazu dienen, das Vorhandensein, embryonaler Zellen oder solcher, die es werden können, festzustellen; denn daß das ganze Sklerotium, mit Ausnahme der toten Zellen der Oberfläche, ein embryonales Gebilde darstellt, sagt schon der normale Entwicklungsgang. Da es aber zum Wesen der embryonalen Zellen gehört, daß sie unter verschiedenen determinierenden Einflüssen verschiedene Entwicklungsbahnen einschlagen können, so mußte es von Interesse sein, zu erfahren, wie sich die Sklerotiumzellen von Claviceps in dieser Hinsicht verhalten.

Unser Versuch reiht sich auch nur an längst bekannte Untersuchungen an. Wie wir bereits wissen, teilt schon de Bary von den Sklerotien der Sklerotinien mit, daß die bloßgelegten Markhyphen einen Wundverschluß bilden, in Nährlösung sogar zu „vegetierendem Fadenmyzel“ auswachsen[1]. Auch Claviceps soll der ersten Reaktion fähig sein[1]. Es wachsen ebenfalls die Markhyphen hervor, die „über die Wundfläche Zweige treiben, welche sich zu einer dünnen Filzdecke verflechten. Die inneren, an das unverwundete Mark grenzenden Schichten dieser Decke bilden sich dann zur neuen Rinde aus, die oberflächlichen vertrocknen und werden bald unkenntlich“[1]. Von einem Weiterwachsen der ausgesprossenen Hyphen von Claviceps in Nährlösung berichtet de Bary nichts. — Die Art der Reaktion, die er Zweigbildung nennt, und die darauffolgende Rindenbildung genauer kennen zu lernen, sollte die Aufgabe des folgenden Versuchs sein.

Die Kulturen mit Teilstücken wurden mit ganz besonderer Vorsicht ausgeführt, da die Schnittflächen mit Vorliebe von Schimmelpilzen aufgesucht werden. Zu diesem Zwecke wusch ich die unversehrten Sklerotien etwa 5—10 Minuten in einer Sublimatlösung (1 : 1000) und spülte sie darnach mit sterilisiertem Wasser ab. Sie wurden, um eine Infektion zu vermeiden, im Dampfkasten teils quer, teils längsgeschnitten. Die Teilstücke steckte ich in feuchten Sand, der sich in Kristallisierschalen befand und der an drei aufeinanderfolgenden Tagen im Dampfsterilisator keimfrei gemacht worden war. Über die mit Glasplatten verdeckten Kulturgefäße stülpte ich mit Sublimat ausgewaschene Glasglocken, die auf ebenso behandelten Glasscheiben luftdicht aufsaßen.

---

[1] de Bary, l. c. pag. 42.

Auf diese Weise habe ich fast alle Kulturen keimfrei gehalten. Sie standen teils im Wärmezimmer bei ca. 24° C, teils im Keller, wo durchschnittlich eine Temperatur von 8° C herrschte. Die im Keller gehaltenen Kulturen keimten nach der Zeit aus, die Kühn[1]) angibt, also nach etwa 90 Tagen. Es bestätigt sich damit Franks Beobachtung[2]), daß zur Bildung von Askussporen „nicht bloß unversehrte, sondern selbst Stücke von Mutterkörnern (z. B. von Schnecken und dergl. angefressen) fähig“ sind.

Nach drei Wochen untersuchte ich meine Objekte das erste Mal. Sie zeigten dem bloßen Auge keinerlei Veränderung, außer daß sich die Schnittfläche etwas verdunkelt hatte. Aber schon gröbere Schnitte, senkrecht zur Wundfläche ausgeführt, ließen erkennen, daß diese Wundfläche dicht mit länglichen Hyphen besetzt war. Zur genaueren Untersuchung dieser Erscheinung wurden Mikrotomschnitte angefertigt. Die Neubildungen sind ganz auffällig von den normalen Zellen unterschieden. Während das Hyphengeflecht des Sklerotiums aus dickwandigen, polygonalen Zellen besteht, sind die neugebildeten Zellen dadurch charakterisiert, daß sie mit einer dünnen Membran versehen und länglich geformt sind. Sehr oft sind sie auch an ihren Enden angeschwollen. Die Sprossungen waren stets ein bis zwei Zellen lang.

Diese Hyphen gehen aus unverletzten Zellen, die an der Wundfläche liegen, hervor. Ob die Hyphenbildung ein korrelatives Absterben dahinterliegender Zellen zur Folge hatte, konnte ich nicht feststellen. Die nächsten, an die Schnittfläche grenzenden Zellen machten äußerlich nicht den Eindruck irgend einer Veränderung. Dagegen zog sich in einiger Entfernung von der Schnittfläche, parallel zu ihr, ein schwach bräunlichgelber Streifen hin, der damit den Zellen gleicht, die an die Rindenschicht anstoßen. Die Gegend, wo sich dieser Streifen befindet, liegt ziemlich tief im Gewebe, ungefähr 4—7 Zellschichten von der Schnittfläche entfernt. Der Wundreiz pflanzt sich demnach ziemlich weit ins Innere fort.

Die Frage nach dem Zweck des eigenartigen Längenwachstums von seiten der äußersten Zellen drängt sich unwillkürlich auf. Nach de Bary bedeutet es einen vorläufigen Wundabschluß. Dagegen spricht aber erstens, daß die Hyphen nicht dicht genug stehen, um eine derartige Aufgabe zu erfüllen, und zweitens die Beobachtung, daß sie entgegengesetzt der Angabe von de Bary auch nach 8 Wochen ihr altes Aussehen bewahren, sich also nicht zu einer Decke verfilzen.

---

[1]) Kühn, Krankheiten der Kulturpflanzen, II. Aufl., pag. 117.

[2]) Frank, Krankheiten der Pflanzen, 1895, Bd. I, pag. 643.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß nach Ablauf der Ruhezeit bei gleichzeitigem Vorhandensein einer Nährlösung eine ähnliche Reaktion wie bei den Sklerotien der Sklerotinien eintritt, daß also das Sklerotium in ein vegetatives Stadium übergeht.

Hennings untersuchte auch den Fruchtstiel, der im Frühjahr aus dem Sklerotium hervorbricht¹). Er sah, wie sich an abgebrochenen Stielen „seitlich halbkugelige Köpfchen neu entwickelten“¹), ein deutlicher Beweis, daß auch dieser Teil des Organismus embryonal tätig sein kann.

## C. Besprechung der Resultate.

Nachdem eine Zelle ausgewachsen und als Baustein bestimmter Ausbildung dem Organismus eingefügt ist, tritt für gewöhnlich bei ungestörter Vegetation eine weitere Entwicklung nicht ein. Solange aber die Zelle lebendig bleibt, hat sie vielfach die Fähigkeit, unter anderen als den bisherigen Bedingungen eine neue Entwicklungsbahn einzuschlagen, noch nicht verloren²). Diese Möglichkeit bleibt aber meist nur „im latenten Zustande vorhanden und tritt nur dann hervor, wenn die gegenseitige Beeinflussung der Zellen aufgehoben wird“²). Unter Umständen geschieht es dann, daß wie bei manchen Schimmelpilzen eine einzelne Zelle oder wie bei Xylaria arbuscula ein Zellkomplex einen neuen Organismus reproduziert. Welch hohen Grad die Differenzierung einer einzelnen Zelle erreichen darf, ohne daß sie die Fähigkeit zur Reproduktion verliert, ist in den vorhergehenden Untersuchungen genügend hervorgetreten. Es liegt infolgedessen die Frage nahe, ob bei den Pilzen gerade so wie bei gewissen Algen und Moosen jede einzelne Zelle die Fähigkeit besitzt, für sich das Ganze zu bilden.

Daß Zellen, wie die Scheitel- und Gliederzellen von Penicillium glaucum und Aspergillus niger, im isolierten Zustande wachstumstätig bleiben und einen neuen Organismus entstehen lassen können, war zu erwarten, treiben doch auch innerhalb des Verbandes viele Zellen Seitenzweige, aus denen wiederum Seitenzweige hervorgehen, die schließlich Konidienträger entstehen lassen. Abgesehen davon, daß die Zelle isoliert dasselbe leistet wie innerhalb des Verbandes und daß bei Penicillium glaucum die Seitenzweige nicht nur unter oder in der Nähe

---

1) P. Hennings, l. c. pag. 140.

2) Goebel, Organographie 1898, pag. 35, 36.

der oberen Scheidewand, sondern auch über der unteren hervorbrechen, treten an diesen Zellen keine neuen Eigenschaften auf. Es kommt aber noch hinzu, daß eine Anzahl von vegetativen Zellen aus irgend welchen Ursachen das Auswachsen innerhalb des Verbandes unterläßt. Sobald aber solche Zellen isoliert werden, beginnen auch sie auszusprossen, ein Zeichen, daß die Fähigkeit dazu vorhanden war und infolge der Trennung aus dem Verbande realisiert wurde.

Der Gegensatz zwischen potentieller Befähigung und realer Leistung tritt aber noch deutlicher hervor bei den Zellen, die nach ihrer definitiven Ausgestaltung normal nicht mehr wachsen: bei den Zellen der Lufthyphen, des ausgebildeten Konidienträgers von Penicillium glaucum und bei dem Konidienträger von Aspergillus niger, der bereits Konidien abschnürt. Wenn eine dieser Zellen abgetrennt und in Nährlösung gebracht wird, so sproßt sie vegetativ aus. Daß z. B. der Konidienträger von Aspergillus niger das zu allen diesen Tätigkeiten notwendige Keimplasma besitzt, wenn die Bildung der Konidien noch nicht begonnen oder gerade eingesetzt hat, durfte wohl von vornherein angenommen werden. Immerhin war es wichtig, den tatsächlichen Nachweis dafür zu erbringen, daß alle Zellen einer modifizierten Tätigkeit fähig sind; denn es ist bekannt, daß nicht immer allseitig befähigte Zellen die Wachstumstätigkeit aufnehmen können, wie sich z. B. nach den bisherigen Untersuchungen das Sporangium von Phycomyces nitens als unfähig erwies.

Nach alledem läßt sich feststellen, daß in jeder Zelle von Aspergillus niger und Penicillium glaucum, da jede nach der Isolation aus sich den Gesamtorganismus zu erzeugen vermag, „potentiell auch die Gesamtbefähigung, also das gesamte unerläßliche Idioplasma (Keimplasma, Erbmasse)“ vorhanden ist[1]).

Schon bei den einzelligen Pilzen Mucor stolonifer und Phycomyces nitens müssen Einschränkungen gemacht werden, insofern es nicht gelungen ist, jeden Zellteil zum Auswachsen zu bringen. Was die Teilstücke vegetativer Hyphen von Mucor stolonifer anbetrifft, so lehrt schon die normale Entwicklung, daß Seitenhyphen an jeder Stelle einer Hyphe angelegt werden können; wo aber solche Aussprossungen an einer Hyphe normal nicht erscheinen, werden sie wie bei Penicillium durch die Isolierung an dem betreffenden Hyphenstück hervorgerufen.

Daß aber ein Lufthyphe von Mucor stolonifer oder ein Sporangiumträger von Phycomyces nitens ebenfalls an allen Stellen zum Auswachsen befähigt bleibt und einen neuen Organismus reproduzieren kann, läßt sich nicht ohne weiteres aus der normalen Entwicklung ableiten, sondern konnte nur durch das Experiment erwiesen werden. Dagegen mußte bei dem Sporangium von Mucor und von Phycomyces vorausgesetzt werden, daß sie potentiell die Fähigkeit zur Reproduktion besitzen, weil beide mit dem für die Bildung der Sporen nötigen Keimplasma ausgestattet sind. Eine Realisierung dieser Fähigkeit gelang aber nur an dem Sporangium von Mucor stolonifer. Es ist aber deshalb noch nicht ausgeschlossen, daß auch noch das Sporangium von Phycomyces nitens durch irgendwelche Umstände zur Reproduktion gebracht wird, wenn nicht bestimmte Ursachen, wie z. B. die Membran, ein Aussprossen verhindert.

---

[1]) Pfeffer, l. c. Bd. II, pag. 176.

Ebenso geben die negativen Erfolge mit dem Sporangiumträger, den Stolonen und Rhizoiden von Mucor stolonifer noch kein Recht, diesen Zellteilen die potentielle Befähigung zum Auswachsen abzusprechen. Nach Brefeld reproduziert z. B. der Sporangiumträger von Mucor Mucedo, wenn er von Piptocephalis befallen wird, neue Sporangienträger, die zu Sporangien anschwellen[1]. Dieselbe Befähigung dürfte potentiell auch der Sporangiumträger von Mucor stolonifer besitzen, wenigstens solange durch ihn noch die Stoffe fließen, die im Sporangium gebraucht werden und das Sporangium selbst zum Auswachsen befähigen. Allerdings ist nicht bekannt, welche Ursachen eine Realisierung der angenommenen Fähigkeit hindern könnten.

Bei den Stolonen von Mucor stolonifer gibt schon die normale Entwicklung den Beweis einer vielseitigen Fähigkeit: Sie bilden, wenn sie einen Gegenstand berühren, Rhizoiden, lassen dann Sporangienträger mit Sporangien entstehen und wachsen unter Umständen noch nach einem anderen Punkte weiter. Diese Wachstumstätigkeit beschränkt sich aber nur auf einen geringen Raum an der Spitze. Trotzdem dürfte wohl auch der übrige Protoplast alles das enthalten, was er zum Auswachsen braucht.

Bei den Mucorineen Phycomyces nitens und Mucor stolonifer konnte also die Fähigkeit zur Reproduktion nicht nachgewiesen werden: am Sporangium vom Phycomyces und am Sporangiumträger, den Stolonen und Rhizoiden von Mucor.

Bei den höheren Pilzen mit komplizierterem Fruchtkörper waren nicht mehr einzelne isolierte Zellen oder Zellteile, sondern Zellkomplexe Gegenstand der Untersuchung. Wenn infolgedessen von einem solchen

---

[1] Brefeld, l. c. Heft I, pag. 58.

Zellkomplex eine Reproduktion ausgeführt wird, so bleibt es trotzdem unentschieden, ob die Fähigkeit dazu schon an und für sich in jeder einzelnen Zelle schlummerte oder ob diese Fähigkeit eine sekundäre Eigenschaft ist, die die Zelle, wie Wiesner und unter Umständen auch Pfeffer[1]) annimmt, erst durch Zufluß aus benachbarten Zellen erwirbt. Die Voraussetzung einer Reproduktion sind aber zunächst Zellen, die die Wachstumstätigkeit von neuem aufnehmen können; denn es ist bekannt, daß dies nicht immer einer allseitig befähigten Zelle möglich ist[2]). Oft macht eine nicht mehr wachstumsfähige Zellhaut eine Reproduktion unmöglich. Infolgedessen gestatten uns die betreffenden Untersuchungen zunächst ein Urteil darüber, welche Zellen eines Pilzes die Möglichkeit des Wachstums behalten. Zielt die Wachstumstätigkeit auf eine Reproduktion oder Regeneration hin, so muß der Ausgangspunkt in dazu befähigten, embryonalen Zellen liegen. Es ist aber immer zu bedenken, daß eine Reproduktion oder Regeneration nicht schlechthin die gesamte Befähigung der Zellen anzeigt, daß vielmehr stets der Erfolg eines korrelativen Wirkens vorliegt[3]).

Von den Zellen der jungen Fruchtkörper von Coprinus ephemerus und Coprinus stercorarius behauptet Brefeld, daß jede einzelne Zelle befähigt sei, einen neuen Organismus zu bilden. Da auch er nur Zellkomplexe verwandte, so ist nicht erwiesen, ob das auch von einer isolierten Zelle gesagt werden kann. Von einer Basidie zwar, die noch keine Sporen abgeschnürt hat, muß wie bei einem Konidienträger von Aspergillus schon von vornherein angenommen werden, daß sie das komplete Keimplasma besitzt und deshalb wohl auch isoliert einen neuen Pilz ergeben dürfte. Eine solche Annahme kann aber nicht mehr von Palissaden-, Stiel- und Hutzellen gemacht werden. Für diese Zellen konnten nur die Versuche den Nachweis erbringen, daß auch sie im Verband mit anderen Zellen befähigt sind, einen neuen Organismus zu reproduzieren. Da die Versuche mit den Zellen aller Gewebe dieser Pilze vorgenommen wurden, so läßt sich wohl behaupten, daß jede lebendige Zelle im jungen Fruchtkörper von Coprinus ephemerus und Coprinus stercorarius wachstumsfähig bleibt und daß sie innerhalb eines Zellkomplexes fähig werden kann, einen neuen Organismus zu bilden.

Die Mitteilungen von Magnus über Agaricus campestris[4]), die Beobachtungen von Massart[5]), die in dieser Arbeit beschriebenen

---

[1]) Pfeffer, Physiol., Bd. II, pag. 178.

[2]) Ders., l. c. Bd. II, pag. 178 u. 205.

[3]) Pfeffer, l. c. Bd. II, pag. 180.

[4]) Magnus, l. c. pag. 129.

[5]) Massart, l. c. pag. 18.

Versuche an demselben Pilze und die Beobachtungen von **Hennings** an Russula, Tricholoma u. a.[1]) deuten daraufhin, daß auch andere Agaricineen aus derartig befähigten Zellen aufgebaut sind. Zu wachsen beginnen eine Anzahl Stielzellen von Agaricus campestris, wenn der Hut vom Stiel getrennt wird, obwohl es zu keiner Reproduktion eines Fruchtkörpers kommt. An einem steril aus Hut oder Stiel herausgeschnittenen Teilstück entsteht ein weißer Überzug, der auf wachsende Zellen zurückzuführen ist. An einem isolierten Stiele kann sogar die Reproduktion eines neuen, wenn auch eigentümlich gebauten Fruchtkörpers ausgeführt werden. Leichte Verletzungen, die durch Tierfraß an der Oberfläche des Hutes entstehen, werden vernarbt. Nach **Magnus** regeneriert der Hut die künstlich entfernten Lamellen, wenn auch in einer morphologisch etwas abweichenden Form. Alle diese Erscheinungen gestatten uns anzunehmen, daß bei vielen Agaricineen wie bei Coprinus zunächst einmal alle lebendigen Zellen wachstumstätig werden können und daß Zellen des Hutes, des Stieles, des Hymeniums und der Oberfläche die Fähigkeit zur Reproduktion, resp. Regeneration besitzen.

Wachstumsfähige Zellen ließen sich auch an all den übrigen untersuchten Pilzen nachweisen; es hat den Anschein, als ob jeder lebendigen Zelle dieser Pilze die Fähigkeit zukomme, von neuem die Wachstumstätigkeit aufzunehmen. Reproduktion und Regeneration treten aber nicht so unbedingt auf wie bei den Agaricineen. Zwar konnte an allen diesen Pilzen mit Ausnahme von Daedalea unicolor eine Ersatztätigkeit ausgeführt werden, jedoch nur unter besonderen Bedingungen, dazu gehört bei den Polyporeen, daß sie auf ihrem Substrate stehen bleiben, bei Xylaria hypoxylon, daß die Teilstücke dem Scheitelteil des Fruchtkörpers entstammen. Die älteren Zellen von Xylaria hypoxylon vermögen, obwohl auch sie wachstumsfähig bleiben, nicht in den embryonalen Zustand zurückzukehren, welche Fähigkeit dagegen alle lebendigen Zellen von Xylaria arbuscula auch am isolierten Teilstück zeigen.

Es sollte nun weiter erörtert werden, in welcher Weise die Außenbedingungen auf die Lenkung der Ersatztätigkeit von Einfluß sind, und im Zusammenhange damit, inwieweit die Qualität der Neubildung vom Zustande des Mutterorganismus abhängig ist.

Während es unter Blütenpflanzen, Farnen und Moosen Organismen gibt, die bei voller Konstanz der Außenbedingungen ihre spezifische Ontogenese durchlaufen, ist neben den meisten Algen, auch bei den meisten Pilzen eine Veränderung der Außenbedingungen nötig, wenn

---

1) **Hennings**, l. c. pag. 138.

der Entwicklungsgang mit der Produktion von Fortpflanzungsorganen abschließen soll[1]). Fraglich ist es, ob das auch für alle höheren Pilze gilt, was von Pfeffer in Zweifel gestellt wird[2]). Jedenfalls steht aber soviel fest, daß die meisten Pilze ihren Formenkreis nur bei einem bestimmten Wechsel der äußeren Einflüsse durchlaufen. Die Reizbedingung für den Fortpflanzungsprozeß kann aber gegeben werden durch Abnahme der Nahrung, Ansammlung von Stoffwechselprodukten oder durch Übergang in ein anderes Medium. Werden dagegen die Außenbedingungen konstant erhalten, so erfolgt ein rein vegetatives Wachsen und Vermehren. Der Experimentator hat es also in der Hand, durch Veränderung der entsprechenden äußeren Faktoren die auf Bildung der Fortpflanzungsorgane hinzielenden Wachstumsvorgänge auszulösen oder durch Konstanz der äußeren Einflüsse den Pilz im vegetativen Zustande beharren zu lassen.

Die Anpassungsfähigkeit vieler Pilze geht aber noch weiter. Man kann nämlich ein Organ (Zelle, Zellteil), das durch Veränderung der äußeren Faktoren entstand, wieder unter die Außenbedingungen versetzen, bei deren Konstanz nur vegetatives Wachstum vor sich geht. Das geschieht aber dadurch, daß man die betreffenden Objekte, die durch Anhäufung von Stoffwechselprodukten im Nährsubstrat, durch Nahrungsmangel oder durch Herauswachsen aus dem Nährsubstrat entstanden, wieder in frische Nährlösung, resp. auf frisches Nährsubstrat bringt, so daß sie von diesem unmittelbar umgeben werden. Ist die Ausgestaltung der betreffenden Objekte noch nicht zu weit fortgeschritten, so ist in einer Anzahl von Fällen eine Umlenkung der bisherigen Entwicklungsrichtung möglich, und es beginnt von neuem vegetatives Wachstum.

Auf diese Weise war es möglich, aus einem Sporangiumträger von Phycomyces nitens, aus einem Konidienträger von Aspergillus niger, aus einer Konidienträgerzelle von Penicillium glaucum ein vegetatives Myzel zu erzielen. Auch Fruchtkörperteile einiger höherer Pilze besitzen die Fähigkeit, aufs vegetative Stadium zurückzukehren, wie es durch das Verhalten von Coprinus ephemerus, Coprinus stercorarius und Peziza sklerotiorum dargetan wird. Eine ebensolche Umlenkung gelingt mit den Sklerotien von Coprinus stercorarius und den Sklerotien der Sklerotinien.

Andere Organe, die unabhängig vom Fortpflanzungsprozesse entstehen, nämlich die Lufthyphen von Penicillium glaucum. Aspergillus niger, Phycomyces nitens und Mucor stolonifer vermögen in derselben Weise zu reagieren, indem sie in Nährlösung zu Myzel auswachsen.

---

[1]) Vergl. Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXV, pag. 80.

[2]) Pfeffer, l. c. Bd. II, pag. 250.

Der bei all den genannten Objekten einheitliche Verlauf der Reaktion erfährt eine Ausnahme durch das Verhalten des Sporangiums von Mucor stolonifer. Wurde dieses Sporangium untergetaucht, so bildeten sich zwar auch Keimschläuche, aber dadurch, daß diese allesamt sofort über das Nährsubstrat hervorwachsen und an ihren Enden Sporangien entstehen lassen, wird angezeigt, daß die veränderte Tätigkeit im Sporangium darnach strebt, auf dem kürzesten Wege von neuem Fortpflanzungsorgane zu produzieren. Diese Beobachtung gestattet aber noch nicht anzunehmen, daß das Sporangium nie Myzel bildet wird. Eine solche Annahme wird schon durch das Auswachsen des Sporangiums hinfällig. Außerdem genügen die beiden Resultate, die erzielt wurden, noch nicht, um das beobachtete Verhalten zu generalisieren. Auch an der Zygospore von Mucor Mucedo entsteht bei den gleichen Außenbedingungen in den meisten Fällen ein Keimschlauch, der sofort zur Fruchthyphe wird[1]. Doch ist ebenfalls, wenn auch seltener beoachtet worden, daß die Zygospore ein Myzel bildet.

Es ergibt sich so, daß bei einer Anzahl von Pilzen reproduktionsfähige Zellen oder Zellteile, die nicht dem Myzel angehören, unter Außenbedingungen, die einer myzelialen Entwicklung günstig sind, zu vegetativen Hyphen auswachsen, also Gebilde hervorbringen, die ihrer Qualität nach nicht mit dem Zustande des reproduzierenden Objektes übereinstimmen. Eine Ausnahme macht nach den bisherigen Erfahrungen das Sporangium von Mucor stolonifer, das trotz der für ein myzeliales Aussprossen günstigen Außenverhältnisse, kein Myzel bildet, sondern sofort neue Sporangien entstehen läßt, also Neubildungen produziert, die seiner eigenen Qualität entsprechen.

Mit diesen Betrachtungen sind wir gleichzeitig der Frage der vegetativen Vermehrung näher getreten. Sie wird für Pilze erst vollständig gelöst sein, wenn man in der Kenntnis der künstlichen Nährböden weiter vorgedrungen ist. Nach den bisherigen Erfahrungen darf man wohl annehmen, daß dort, wo reproduktionsfähige Zellen nachgewiesen wurden, auch eine vegetative Vermehrung möglich sein wird.

Die größte Anzahl der Versuche wurde nun aber so angeordnet, daß keine Veränderung in den Außenverhältnissen eintrat. Vegetatives Myzel blieb in seiner Nährlösung, Fruchtkörper höherer Pilze wurden auf ihrem natürlichen Nährboden behandelt. Wenn auch nicht bei allen Pilzen nachgewiesen ist, daß Nahrungsmangel den Anstoß zur Bildung der Fortpflanzungsorgane gibt, so wird doch bei den meisten dieser Faktor maßgebend sein; auf jeden Fall wirkt er auf Teilstücke von Fruchtkörpern, die so ausgelegt werden, daß eine Nahrungszufuhr aus der Umgebung ausgeschlossen ist. Unter diesen Umständen war der Erfolg der im Teilstück durch die Isolierung ausgelösten Wachstumstätigkeit derselbe wie bei vielen Myzelien, in deren Umgebung Abnahme der Nahrung eintritt: Es wird ein Fruchtkörper angelegt; vorausgesetzt natürlich, daß dazu befähigte Zellen vorhanden sind. Dieselbe Reaktion tritt aber auch meist an Fruchtkörpern, die auf ihrem Substrat stehen bleiben, dann ein, wenn die Verletzung so stark ist, daß dem Objekt eine Weiterentwicklung in der angegebenen Richtung unmöglich wird. Es erfolgt ebenfalls die Reproduktion eines Fruchtkörpers. Offenbar rettet der Organismus, wie Goebel interpretiert, „unter Umständen, welche der Entwicklung ungünstig sind, daß „Keimplasma“ auf möglichst kurzem Wege“ [1]).

---

[1] Brefeld, l. c. Heft I, pag. 23.

Eine Regeneration wird an den Fruchtkörpern dann ausgeführt, wenn der Eingriff nicht allzu störend wirkt, wenn z. B. durch Tierfraß Teile der Oberfläche oder des Hymeniums weggefressen werden.

Nun gibt es noch eine Anzahl von Fällen, wo zwar die Bedingungen für eine Regeneration günstig sind, wo aber doch eine Reproduktion vom Organismus vorgezogen wird. Brefeld konnte z. B. eine Regeneration des Hutes von Coprinus stercorarius nur dann erzielen, wenn er die Reproduktion von Fruchtkörpern auf dem Sklerotium verhinderte, und nach Massart erfolgt ebenfalls am Fruchtkörper von Agaricus campestris eine Regeneration gewisser Teile nur bei Unterdrückung der angestrebten Reproduktion. Diese an anderen Pflanzen schon oft beobachtete Erscheinung ist nach Pfeffer so zu verstehen, daß eine korrelative Hemmung der Regeneration von der Ersatztätigkeit ausgeht, „die in der Pflanze augenscheinlich zunächst aufgenommen und bevorzugt wird und tatsächlich oft ökologisch vorteilhafter ist“ [2]).

Was aber die Qualität der Neubildungen anbetrifft, so hängt sie, falls ein Objekt unter den Außenverhältnissen bleibt, unter denen es sich normal entwickelt, von dem Stadium ab, in dem sich der Organismus befindet [3]). Am Myzel wird Myzel gebildet, am Sporangiumträger von Mucor Mucedo und Phycomyces nitens von neuem Sporangiumträger mit Sporangien. Fruchtkörperteile reproduzieren neue Fruchtkörper.

---

[1]) Goebel, Organographie, 1898, pag. 122.

[2]) Pfeffer, l. c. Bd. II, pag. 208.

[3]) Goebel, Morphologische und biolog. Bemerkungen, Flora 1903, pag. 145.

Auf ihrem Substrat stehen bleibende Fruchtkörper regenerieren entweder das Hinweggenommene oder lassen ebenfalls neue Fruchtkörper entstehen.

## Die Bedingungen des Absterbens mycelialer Zellen von Aspergillus niger.

Wenn es auch nicht möglich ist, die letzte Ursache im Protoplasten, durch die der Tod herbeigeführt wird, festzustellen[1]), so muß doch versucht werden, das Absterben auf innere oder äußere Faktoren zurückzuführen[2]). Es ist demnach zu untersuchen, ob sich der Tod von Myzelzellen bei Aspergillus niger selbstregulatorisch im Verlaufe der Ontogenese einstellt oder ob er durch Außenbedingungen veranlaßt wird.

Pantanelli hat für gewisse Stadien der Entwicklung von Aspergillus niger angegeben, in welchem Verhältnis die Zahl der toten Zellen zu der der lebenden steht[3]). Darnach leben die meisten Zellen nicht länger als 4—5 Tage; denn „schon am 4.—5. Entwicklungstage erscheinen die früher ausgegliederten Zellen auch in isolierten Flocken tot und mit der Verdichtung zu einer Decke bleiben meist nur die oberflächlichen und die Randhyphen am Leben“. Da nach Verlauf dieser Zeit auch die Sporenproduktion vollendet ist und nach der Sporenproduktion lebende Zellen nur eine Ausnahme bilden, so liegt es nahe, den Schluß zu ziehen, daß mit Abschluß der Sporenbildung korrelativ die Lebenstätigkeit der vegetativen Zellen aufhört. Es wäre auch verständlich, daß sich bis zu diesem Punkte der Entwicklung die Zelle so abgenutzt hat, daß ihr ein Weiterleben unmöglich wird. Nach einer solchen Interpretation würden es also innere Ursachen sein, die das Absterben der Myzelzellen bedingen.

Besteht aber wirklich eine solche Korrelation? Daß sie nicht bestehen muß, lehren die Erfahrungen mit Xylaria arbuscula und Agaricus velutipes, deren Fruchtkörper noch lange Zeit nach der Abschnürung lebende Zellen enthalten. Es erhebt sich infolgedessen die Frage, ob die Myzelzellen von Aspergillus niger tatsächlich gleichzeitig mit der Sporenbildung absterben.

Zur Beantwortung dieser Frage kultivierte ich den Pilz unter denselben Bedingungen wie Pantanelli. Ich stellte deshalb eine Nährlösung von folgender Zusammensetzung her: Auf 100 ccm $H_2O$ — 1 g

---

[1]) Pfeffer, l. c. Bd. II, pag. 283.

[2]) Ders., l. c. Bd. II, pag. 283.

[3]) Pantanelli, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, 1904, pag. 308.

$NH_4NO_3$, 5 g Traubenzucker, 0,5 g $KH_2PO_4$, 0,25 g $MgSO_4$ (0,52 g $MgSO_4 + 7$ aq), 0,02 g $ZnSO_4$, 0,001 g $Fe_2Cl_6$, Spuren von $H_3PO_4$[1]).

Am dritten Tage nach der Impfung konnte ich beobachten, daß schon einige Hyphen fruktifizierten. Dieses Stadium wählte ich zunächst für meine Untersuchungen aus. Das Hyphengeflecht ist noch so locker, daß sich die einzelnen Hyphen, die einen Konidienträger angelegt hatten, bequem verfolgen ließen. Derartige Myzelflöckchen habe ich sehr oft und mit größter Peinlichkeit nach toten Zellen durchsucht, konnte aber nur konstatieren, daß auch an den Hyphen, die fruktifiziert hatten, tote Zellen eine Ausnahme bildeten[2]). Weitaus die meisten Hyphen setzten sich aus lebenden Zellen zusammen. Nun ist aber noch einzuwenden, daß Kulturen auf diesem Stadium die Sporenbildung noch gar nicht abgeschlossen haben; denn es finden sich noch zahlreiche unentwickelte Konidienträger. Ich habe aber meine besondere Aufmerksamkeit den Zellsträngen gewidmet, denen ein vollkommen ausgebildeter Konidienträger angehörte, der selber seine Konidien schon wieder zum großen Teile verloren hatte. In seltenen Fällen entdeckte ich tote Gliederzellen.

Am 4. und 5. Tage treten die toten Zellen in der Weise auf, wie es Pantanelli festgestellt hat. Lebendige Zellen lassen sich aber bis zum 12. Tage nachweisen, beschränken sich jedoch nach Angaben Pantanellis, die ich bestätigen konnte, auf die oberflächlichen und die Randhyphen[3]).

Durch das Ergebnis unserer Untersuchung ist die Annahme hinfällig geworden, daß Sporenbildung und Absterben der Myzelzellen zeitlich zusammenfallen. Nun kann aber noch geltend gemacht werden, daß der Vorgang der Fruktifikation die vegetativen Zellen so in Anspruch nimmt, daß ihre Lebensdauer verkürzt wird. Infolgedessen war zur endgiltigen Lösung des Problems noch die experimentelle Behandlung einer anderen Frage nötig: Vermag nämlich eine Unterdrückung der Fruktifikation die Lebensdauer der Zellen zu verlängern?

Die Sporenbildung, die nur bei genügender Transspiration möglich ist, kann dadurch unterdrückt werden, daß der Pilz submers gezüchtet wird. Solche Kulturen erlangt man bequem dadurch, daß man, wie es Klebs getan hat, oberflächlich entstandene Myzelflöckchen in Nährlösung versenkt. Um von vornherein zu vermeiden, daß das Myzel in Berührung mit der freien Luft kam, benutzte ich folgendes Verfahren: Ich verwandte wieder die Lösung, deren Zusammensetzung ich oben angegeben habe, und gewann durch Beimengung von Agar ein festes Substrat. Dieses Nährsubstrat erwärmte ich in einem Kölbchen solange, bis es sich verflüssigte, impfte es mit Sporen, die sich durch Schütteln so in der Flüssigkeit verbreiteten, daß jeder mit der Platinnadel herausgenommene Tropfen mindestens eine Spore enthielt. Einen solchen Tropfen übertrug ich auf einen sterilisierten Objektträger, auf dem er erstarrte. Da sich der Agar in Flüssigkeit von seiner Unterlage ablöst, mußte eine besondere Vorrichtung angebracht werden, um dies zu vermeiden.

---

[1]) Pantanelli, l. c. pag. 306.

[2]) Um lebende von toten Zellen zu unterscheiden, benutzte ich verschiedene Methoden: entweder plasmolysierte ich mit 10 % Kalisalpeter, oder ich färbte die Objekte mit Methylenblau. Mit der Zeit stellt sich aber eine solche Übung ein, daß man derartige Mittel gar nicht mehr braucht. Trotzdem wandte ich, auch wenn ich glaubte, durch bloße Betrachtung unter dem Mikroskop ein sicheres Urteil erhalten zu haben, eine der beiden Methoden nachträglich an.

[3]) Pantanelli, l. c. pag. 308.

Ich schnitt dünne Glasstreifen (etwa 2 cm lang und 0,4 cm breit), die ich, nachdem ich sie durch Hitze sterilisiert hatte, über den Agartropfen legte und mit Siegellack befestigte. Den Objektträger brachte ich, mit dem Nährtropfen nach unten, in eine Kristallisierschale. legte ihn auf der einen Seite auf einen Glasblock, um dem späteren Myzel ein Aufsteigen der entstehenden Gasblasen zu erleichtern. Dann goß ich in das Kulturgefäß soviel Nährlösung, bis der Objektträger vollständig bedeckt war. Die Zusammenstellung des Versuches geschah, um eine Infektion zu vermeiden, im Dampfkasten.

Wenn nun doch einige Sporen ihren Weg an die Oberfläche fanden, so wurde das hier entstandene Myzel mit einer sterilisierten Pinzette entfernt.

Nach drei Tagen untersuchte ich die submers entstandenen Kulturen mit Hilfe der angegebenen Methoden auf tote Zellen. Alle Zellen erwiesen sich als lebendig. Am 4. Tage dagegen traten in allen Kulturen abgestorbene Gliederzellen auf, deren Zahl mit dem 5. Tage zunahm. Die Myzelzellen gingen von der Mitte aus zu Grunde, während die Randzellen lebendig blieben. Also sterben auch hier die am frühesten abgegliederten Zellen zuerst ab, wie es Pantanelli an den normalen Kulturen nachgewiesen hat[1]. Am 6. Tage haben sich die toten Zellen wieder etwas vermehrt, die Peripherie der Myzelien besteht dagegen durchweg aus lebendigen Zellen. Doch muß noch hinzugefügt werden, daß die Zunahme der toten Zellen nicht regelmäßig vor sich geht. In gleichgroßen und gleichalten Myzelien herrschen bedeutende

---

[1] Pantanelli, l. c. pag. 308.

Unterschiede, so daß es nicht möglich ist, ein bestimmtes Verhältnis zwischen lebenden und toten Zellen für gewisse Zeiten anzugeben.

Das Resultat des zweiten Versuchs ist also folgendes: Am 4. Tage der Entwicklung treten in den submers gehaltenen Myzelien die ersten abgestorbenen Zellen auf, und zwar trifft der Tod zunächst die Zellen, die zuerst abgegliedert worden sind. Daraus ergibt sich aber, daß das Alter der submers gehaltenen Zellen das der normal lebenden nicht übersteigt. Trotz der Ausschaltung der Sporenbildung tritt also der Tod ebenfalls am 4. bis 5. Entwicklungstage ein. Auch bei einjährigen Pflanzen wird die Lebensdauer der somatischen Teile nur bis zu einem gewissen Grade verlängert, wenn man Blühen und Fruchten verhindert[1]. — Der Tod der vegetativen Zellen von Aspergillus niger würde demnach selbstregulatorisch durch innere Ursachen herbeigeführt.

Es fragt sich aber weiter, ob nicht auch äußere Faktoren hierbei wirksam sind.

Daß gewisse Außenbedingungen ein früheres Absterben der vegetativen Zellen bewirken können, lehrt die Untersuchung einer Agarkultur. Ich ließ eine solche Kultur, die kreisförmig wuchs, einen Durchmesser von 3,7 cm gewinnen, wozu eine Zeit von 7 Tagen nötig war. Der äußerste Rand bestand aus Hyphen, die noch nicht fruktifiziert hatten. Schon unter ihnen traten hin und wieder tote Zellen auf. Die nächste Zone besaß eine Breite von 0,2—0,3 cm und bestand aus einem Myzel, das erst wenig Fruchtträger ausgebildet hatte, trotzdem eine große Zahl abgestorbener Zellen enthielt. Weiter nach dem Inneren der Kultur stieg die Zahl dieser Zellen rapid, schließlich waren lebende Zellen nur noch an der Oberfläche zu finden.

Als Ursache, die den Tod von Zellen in solchen Hyphen herbeiführt, die noch gar nicht fruktifiziert haben, kommt zunächst die beschränkte Sauerstoffzufuhr in Betracht. Sobald sich einige Hyphen übereinanderlagern, werden die zu unterst liegenden vom Sauerstoff der Luft abgeschnitten. Ein weiterer Faktor, der die Lebensdauer der dem Substrat aufliegenden Zellen verkürzt, ist wahrscheinlich die Ansammlung schädlicher Stoffwechselprodukte. So läßt es sich erklären, daß der Tod bei den meisten Zellen dieser Agarkulturen früher eintritt als in den vorher untersuchten Myzelien. — Wenn auch nicht in demselben Grade, so werden dieselben Außenbedingungen doch auch bei den Myzelien auf oder in Nährlösung von Einfluß sein. Das beweist die Tatsache, daß einzelne lebende Zellen bis zum 12. Entwicklungstage an der Oberseite von oberflächlich entstandenen Myzelien nachgewiesen werden können.

---

[1] Pfeffer, l. c. Bd. II, pag. 285.

Das Resultat aller Versuche läßt sich in folgender Weise zusammenfassen:

Die Lebensdauer der vegetativen Zellen von Aspergillus niger, der auf Nährlösung gezogen wird, beträgt durchschnittlich 4—5 Tage. Das Absterben der Zellen und die Sporenproduktion fallen zeitlich nicht zusammen, auch vermag die Unterdrückung des Fortpflanzungsprozesses die Lebensdauer der Zellen nicht zu verlängern. Die Tatsache, daß lebende Zellen noch bis zum 12. Entwicklungstage an der Oberfläche der Kulturen zu finden sind, läßt annehmen, daß äußere Faktoren, nämlich beschränktere Sauerstoffzufuhr und Ansammlung schädlicher Stoffwechselprodukte den Tod der Zellen früher herbeiführen, als er selbstregulatorisch eintreten würde.

# Laboratoriums-Notizen.

Von **L.** u. **K. Linsbauer.**

Mit drei Abbildungen im Texte.

Wenn wir in der vorliegenden Mitteilung einige Versuchsanordnungen zur Demonstration von Stoffwechselprozessen beschreiben, so veranlaßt uns hierzu vor allem die günstige Erfahrung, welche wir damit bereits des öfteren, namentlich in populärwissenschaftlichen Vorträgen vor einem größeren Hörerkreis machten. Obgleich die verschiedenen Produkte des pflanzlichen Gaswechsels durch gewisse Methoden teils mit einfacheren Mitteln, teils in exakterer Weise nachgewiesen werden können, so dürfte den nachstehend beschriebenen Versuchsanordnungen doch der Vorzug der Anschaulichkeit nicht abzusprechen sein; ihnen liegt das gemeinsame Prinzip zugrunde, die ausgeschiedenen Gase mit Hilfe von Farbenreaktionen nachzuweisen und so einem größeren Hörerkreise leicht sichtbar zu machen. Bei geeigneter Materialwahl und unter günstigen Versuchsbedingungen gelingt es leicht, die Experimente binnen einer Stunde oder doch im Verlaufe eines mehrstündigen Praktikums durchzuführen. Jedenfalls läßt sich unter allen Umständen der Farbenumschlag vor den Augen des Hörers erzielen[1].

## I. Nachweis der Sauerstoffausscheidung bei der Assimilation.

In allgemein bekannter Weise wird der von den assimilierenden Pflanzenteilen abgegebene Sauerstoff mit Hilfe eines Trichters in einer Eprouvette aufgefangen. Diese (Fig. I, *1*) hat nun folgende modifizierte Form. Sie setzt sich nach oben durch ein mit Glashahn (*a*) versehenes Rohr in einen etwas erweiterten Behälter (*2*) fort, der an seinem oberen Ende einen einfach durchbohrten Pfropfen als Verschluß trägt. Durch die Bohrung desselben geht ein Glasrohr mit Hahn (*b*), welches oben in einen kleinen Trichter endigt.

Vor Beginn des Versuches wird (bei geschlossenem Hahne *a* und gelüftetem Pfropfen) der Behälter *2* mit entfärbter Indigolösung gefüllt, sodann der Pfropfen mit dem Trichterrohre bei geöffnetem Hahne *b* eingesetzt. Es wird etwas Indigolösung über den Hahn *b* emporsteigen, der sodann gesperrt wird. Das Trichterrohr soll etwa bis zur Mitte von *2* hinabreichen. Jetzt dreht man die Eprouvette um, füllt *1* mit Wasser und setzt die Vorrichtung auf den Hals des die assimilierenden Pflanzen enthaltenden Trichters auf.

---

[1] Die im Folgenden beschriebenen Apparate, von welchen die beiden ersten bereits in unserer „Vorschule der Pflanzenphysiologie" (Wien, Konegen 1906) besprochen wurden, können leicht von jedem Glasbläser ausgeführt werden; die Wiener „Allgemeine Lehrmittelhandlung" hält sie übrigens fertig adjustiert auf Lager.

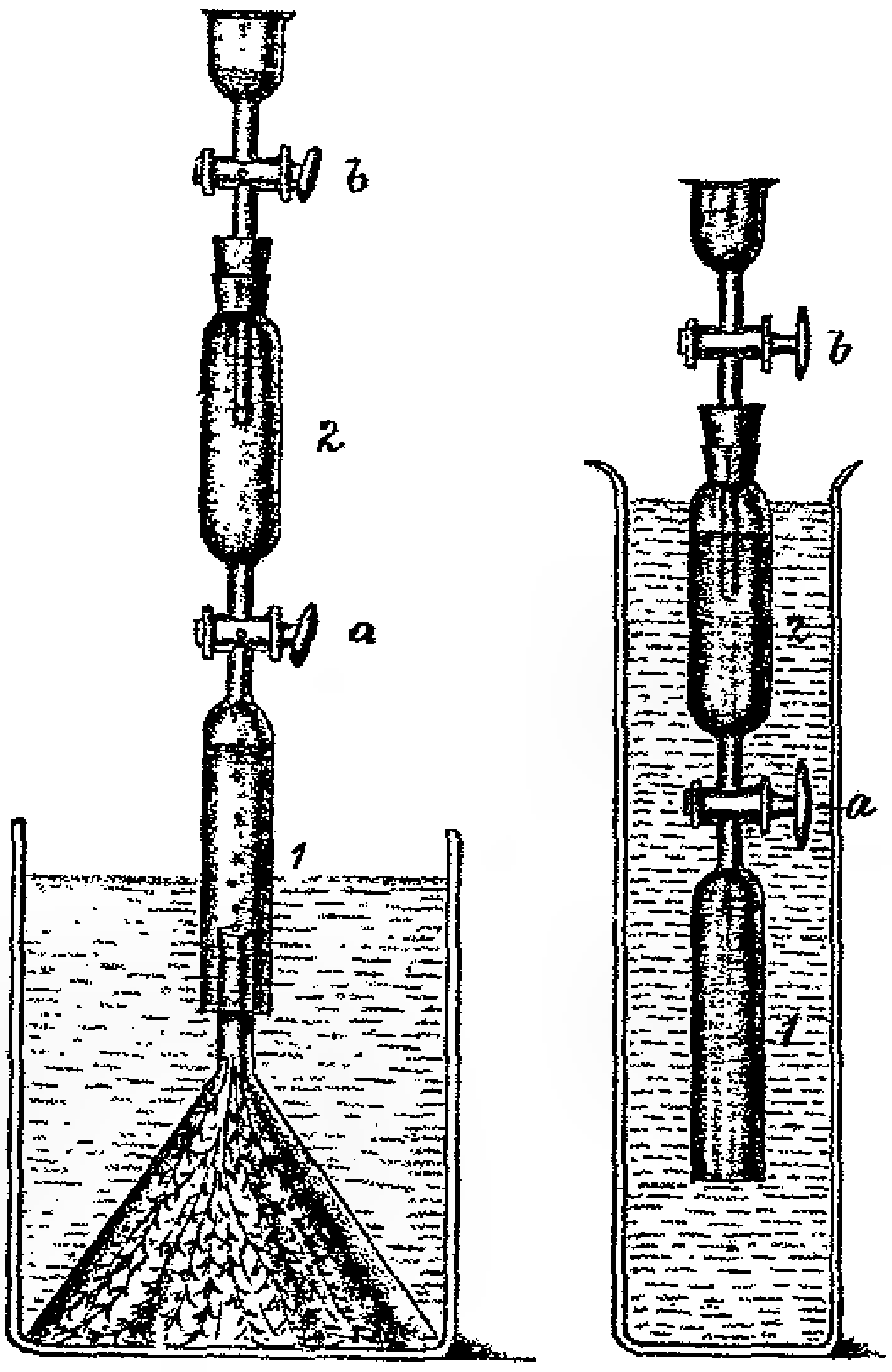


Fig. I.

Der ausgeschiedene Sauerstoff sammelt sich in der Eprouvette *1* an und wird von hier auf folgende Weise in den Behälter *2* emporgeschafft: Die unten mit dem Finger verschlossene Eprouvette *1* wird in ein hohes Standglas, das natürlich mit Wasser gefüllt sein muß, übertragen und eingetaucht. Hierauf wird Hahn *a* geöffnet und die ganze Vorrichtung bis zum Hahn *b* untergetaucht, der nun ebenfalls geöffnet wird. Der infolge des Wasserdruckes aufsteigende Sauerstoff verfärbt die Indigolösung wieder zu Blau. Schließt man jetzt Hahn *b* und nach langsamem Emporziehen der Eprouvette auch *a*, so kann die ganze Vorrichtung bequem demonstriert werden.

Gegenüber der gewöhnlichen Versuchsanordnung, bei der sich die Pflanzen in der Indigolösung befinden, enfällt hier die Notwendigkeit die reduzierte Kulturflüssigkeit zu neutralisieren. Auch gestattet die Verwendung der Indigolösung ein sichereres Arbeiten insofern, als namentlich kleinere Sauerstoffmengen bequemer nachzuweisen sind als mittelst des glimmenden Spahnes.

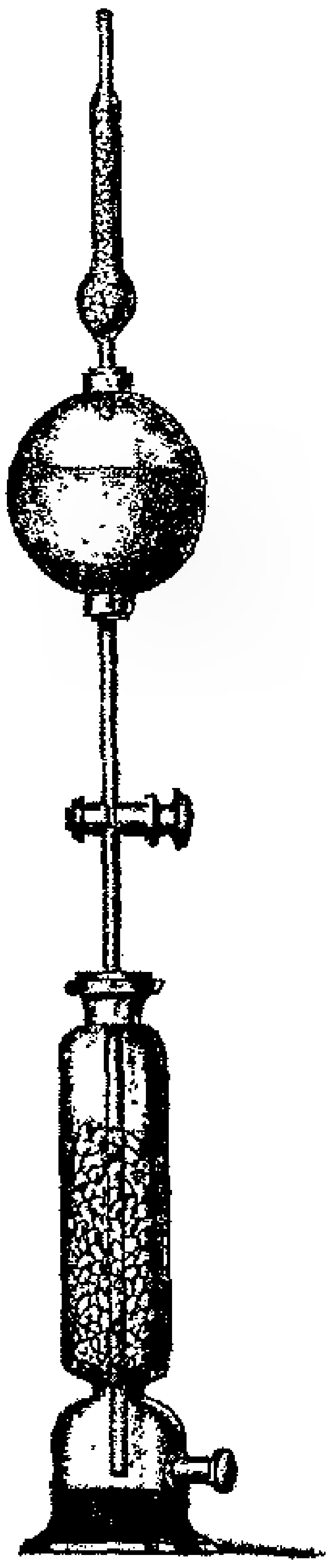


Fig. II.

## II. $CO_2$-Nachweis bei der Atmung.

Ein Trockenturm (Fig. II) ist oben luftdicht mit einem durchbohrten Pfropf verschließbar, durch dessen Öffnung ein langes, fast auf den Grund reichendes Glasrohr führt. Man steckt das unterste Ende desselben durch ein Stück Papier und setzt den Pfropf in den Hals des Gefäßes, so daß zwischen Kork und Hals noch Raum zum Einwerfen eingequollener (Bohnen-)Samen, Blätter etc. bleibt. Beim Auffallen der Samen auf das Papier verschließt dieses die Einschnürung, welche zwischen dem oberen und dem unteren Teile des Trockenturmes vorhanden ist, so daß die Samen nicht in diese letztere Partie gelangen können (andernfalls sind sie durch den seitlichen, sonst natürlich verschlossenen Tubus der unteren Hälfte leicht zu entfernen). Der Trockenturm wird zu etwa $^3/_4$ der Höhe mit Samen beschickt, deren ausgeatmetes $CO_2$ sich am Boden des Gefäßes ansammelt.

Zum Nachweise der Gasausscheidung bedienen wir uns des Nilblausulfates (Grübler) nach dem Vorgange von Heidenhain[1]): Man löst eine kleine Brise diese Farbstoffpulvers in Alkohol und fügt unter Umschütteln solange Kalkwasser zu, bis die in einer gut verschließbaren Flasche befindliche Flüssigkeit rot geworden ist und diese Farbe beibehält.

Die so entstandene rote Lösung von Nilblaubase gießt man bei verschlossenem Hahne in die Glaskugel am oberen Ende des langen Glasrohres und verschließt diese mit einem Natronkalkröhrchen zur Absorption des atmosphärischen $CO_2$. Öffnet man den Hahn, so fließt die rote Lösung in den mit $CO_2$ angereicherten unteren Teil des Trockenturmes ab, wo sie sich unter Aufnahme von $CO_2$ momentan blau färbt. Der Versuch kann mit derselben Samenmenge mehrmals ausgeführt werden.

### III. $CO_2$-Ausscheidung bei der Gährung.

Ein Standzylinder von etwa 20 cm Höhe und $4^1/_2$ cm innerer Weite (Fig. III) trägt an seinem oberen Ende eine etwa 6 cm hohe, 8 cm breite Erweiterung (ähnlich wie die Eudiometer). Das Standglas wird bis nahe seinem oberen Rande mit hefehaltiger Zuckerlösung gefüllt, so daß die Flüssigkeit über die Rohrmündung eines kleinen Trichters emporreicht, der verkehrt über der Ausmündung des Standzylinders in die erwähnte Erweiterung aufgestellt ist. Nunmehr wird der untere Teil der früher beschriebenen Gaseprouvette mit Wasser gefüllt und wie beim Assimilationsversuche über das Trichterrohr geschoben, während der obere Teil der Eprouvette zum Nachweise des ausgeschiedenen $CO_2$ Kalkwasser oder vorteilhafter die schon erwähnte Nilblaulösung

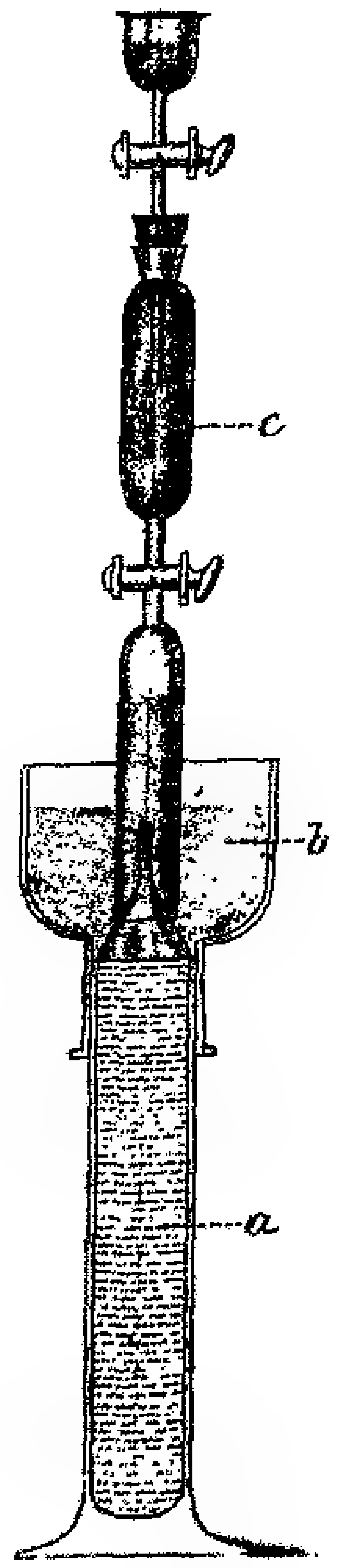


Fig. III.

---

[1]) Münchener medizin. Wochenschr. 1903, pag. 2041.

enthält. Um zu vermeiden, daß die anfangs mit den Gasblasen emporgerissene Hefe etwa die enge Hahnbohrung der Eprouvette verstopft, ist es gut, die Eprouvette erst dann aufzusetzen, wenn die Gährung bereits einige Zeit vor sich gegangen ist. Die Prüfung des aufgefangenen Gases erfolgt dann genau so, wie unter I angegeben ist. Es ist wohl überflüssig hinzuzufügen, daß die Gaseprouvette festzuklemmen und darauf zu achten ist, daß die aus dem unteren Teile der Eprouvette verdrängte Flüssigkeit nicht überfließt.

Zum Schlusse sei noch darauf hingewiesen, daß der Apparat auch benutzt werden kann, um gleichzeitig die Reduktion von Indigoblauschwefelsäure bei der intramolekularen Atmung der Hefe zu demonstrieren. In diesem Falle muß natürlich die Erweiterung des Standgefäßes sowie die Eprouvette mit Petroleum oder Öl gefüllt werden (Fig. III, *b*).

## Bei der Redaktion eingegangen:

1. **Brockmann-Jerosch**, Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften. Mit 5 Vegetationsbildern und einer Karte. Leipzig, Verlag von W. Engelmann, 1907. Preis: 16 Mark.
2. **V. Haecker**, Wandtafeln zur allgemeinen Biologie. Serie C Nr. 1. Mutationen von Oenothera (Format 102 : 140 cm). Verlag von Erwin Nägele (Julius Klinkhardt), Leipzig. Preis: roh 6 Mark, auf Leinen mit Stäben 10 Mark.
3. **C. Holtermann**, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Anatomisch-phyisologische Untersuchungen in den Tropen. Mit einer Figur im Text, 6 Vegetationsbildern und 16 lithographischen Tafeln. Leipzig, Verlag von W. Engelmann. Preis: 12 Mark.
4. **G. Klebs**, Über künstliche Metamorphosen. Mit 12 Tafeln und 21 Figuren im Text. Stuttgart, E. Schweizerbartsche Verlagshandlung, 1906.
5. **W. Migula**, Morphologie, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 2. Auflage. Sammlung Göschen. Preis: 80 Pf.
6. **O. Metze**, Bau und Leben der Blüte. Verlag von Hermann Hupier, Berlin-Leipzig.
7. Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. Im Auftrage des Kolonialministeriums unter Leitung von Dr. **J. W. Moll** bearbeitet von **H. H. Janssonius**. 1. Lieferung. Mit 44 Figuren im Text. Verlag von E. J. Brill, Leiden, 1906.
8. **A. Meyer**, Botanische Praktika I. 2. Auflage. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Preis: 5 Mark, geb. 6 Mark.

**Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.**

# Vorlesungen
über
# Deszendenztheorien
mit
**besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage**
gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.
Von
**Dr. J. P. Lotsy.**

Erster Teil.

Mit 2 Tafeln und 124 Textfiguren. — Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische Zeitung 1906, No. 5:

... *Für den einzelnen* ist schon heute diese ganze Literatur kaum übersehbar, und deshalb ist Lotsys Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden *Darstellung* mit Freuden zu begrüßen.

Frankfurter Zeitung 1906:

... Es kann also das Buch allen denen empfohlen werden, die sich für die Theorien von der Entstehung der Arten der Anpassung der Variation *und* Vererbung interessieren.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., Bd. V, No. 25:

Das Buch Lotsys ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfange der Lotsyschen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

In Kürze erscheint:

# Vorträge über botanische Stammesgeschichte
gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.
Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik.
Von **Dr. J. P. Lotsy.**

Erter Band: **Algen und Pilze.**

Mit 430 Abbildungen im Text. — Preis etwa 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Siphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenergide Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Pletascieae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Eutuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. -- Namenregister.

## Für Flora-Abonnenten!

Von der **Flora,** herausgegeben von Prof. Dr. K. Goebel in München, liefern wir die in unserem Verlage erschienenen **Bände 72 – 95** (1889 — 1905) **mit Ausnahme der vergriffenen Ergänzungsbände zum Jahrgange 1894 und 1895** statt M. 400,—

**zum Ausnahmepreise von M. 300,— netto**

soweit unsere nur noch geringen Vorräte dies gestatten. Bemerkt sei dazu, daß mit Band 72 die Redaktion des Herrn Prof. Goebel begonnen hat, damit also eine neue Serie beginnt.

Kleinere Serien von Bänden sind wir bereit, ebenfalls zu ermäßigten Preisen auf Grund besonderer Vereinbarungen und nach Maßgabe unserer Vorräte abzugeben.

**Marburg** in Hessen.

**N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung.**

**Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.**

Soeben erschien:

## PROGRESSUS REI BOTANICAE

**Fortschritte der Botanik**
**Progrès de la Botanique**
**Progress of Botany**

herausgegeben von der

**ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES**

redigiert von

Dr. **J. P. LOTSY** in Leiden.

**Erster Band. 2. Heft.**

**Inhalt:** Laurent: Les Progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade. — Bateson, W., M. A., F. R. S.: The progress of Genetics since the rediscovery of Mendel's papers. — Czapek, Friedrich: Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896.

**Preis für den Band von ca. 40 Bogen Umfang 18 Mark.**
**Für Mitglieder der Association internationale des Botanistes 13 Mark.**

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

# FLORA

ODER

# ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

**97. BAND. JAHRGANG 1907. DRITTES HEFT.**

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 4 TAFELN UND 16 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1907.

ERSCHIENEN AM 18. MAI 1907.

# Inhaltsverzeichnis.

Seite

LINSBAUER, K., Über Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln. Mit Tafel IX u. X und 2 Abbildungen im Texte . 267—298

TOBLER, F., Zur Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen im Algenthallus. Mit 8 Figuren im Texte . . . . . . . . . 299—307

STINGL, GEORG, Experimentelle Studie über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen . . . . . . . . . . . . . . . . . . 308—331

STOPPEL, ROSE, Eremascus fertilis nov. spec. Mit Tafel XI u. XII und 6 Abbildungen im Texte . . . . . . . . . . . . . 332—346

EISENBERG, ELFRIEDE, Beiträge zur Kenntnis der Entstehungsbedingungen diastatischer Enzyme in höheren Pflanzen . . . . 347—374

---

**Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.**

**Organographie der Pflanzen** insbesondere der **Archegoniaten und Samenpflanzen.** Von Dr. **K. Goebel,** Prof. an der Universität München. **Erster Teil: Allgemeine Organographie.** Mit 130 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 6 Mark.

—— **Zweiter Teil: Spezielle Organographie.** 1. Heft: Bryophyten. Mit 128 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 3 Mark 80 Pf. 2. Heft: Pteridophyten und Samenpflanzen. Erster Teil. Mit 173 Abbildungen im Text. 1900. Preis: 7 Mark. Zweiter Teil (Schluß des Ganzen). Mit 107 Textabbildungen. 1901. Preis: 5 Mark.

**Naturwiss. Wochenschrift** 1902, Nr. 24:

Das Goebelsche Werk ist eine Fundgrube gut disponierten zuverlässigen botanischen Materials, das insbesondere denjenigen Forschern zugute kommen wird, die sich ein Bild von der Entstehung und allmählichen Herausbildung des Pflanzenkörpers zu machen bestrebt sind und zwar in Anknüpfung der komplizierten Verhältnisse an die einfacheren. . . .

**Botanische Zeitung** 1900, Nr. 23:

Ein weiteres Heft des interessanten und gedankenreichen Werkes liegt vor. . . Aus der Fülle des gebotenen Stoffes mögen nur einige besonders interessante Partien hervorgehoben werden, in denen der Verfasser entweder neue, bislang nicht oder wenig bekannte Beispiele heranzieht, oder ihm eigentümliche Erklärungsversuche für die Organgestaltung gibt.

---

**N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung in Marburg.**

Bis auf weiteres liefern wir

**Pflanzenbiologische Schilderungen.**

Von

**K. Goebel.**

2 Teile. Mit 31 Tafeln und zahlreichen Holzschnitten.

Statt Mk. 38,— zu **Mk. 15,—.**

*Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage.*

# Über Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln.

Von **K. Linsbauer.**

Mit Tafel IX und X und zwei Abbildungen im Texte.

Das Interesse, welchem die Statolithentheorie des Geotropismus allenthalben begegnete, spiegelt sich in der Fülle der durch sie angeregten Untersuchungen, welche zumeist wertvolles Tatsachenmaterial lieferten, eine definitive Entscheidung der strittigen Fragen jedoch nicht herbeiführen konnten. Auch die vorliegende Untersuchung will nur einen Beitrag zur Statolithenfrage bringen, ohne sie einer Lösung zuzuführen, was bei dem Charakter des behandelten Themas schon von vornherein ausgeschlossen schien. Immerhin muß es für die Beurteilung der Theorie von Interesse sein, das Verhalten morphologisch gleicher oder ähnlicher, bezüglich ihrer geotropischen Reaktionsweise jedoch verschiedener Organe auf das Auftreten von Statolithen hin zu untersuchen. Diese Überlegung veranlaßte vor wenigen Jahren auch Wiesner diese Verhältnisse an den Perigonblättern von Clivia nobilis und Cl. miniata zu prüfen (Wiesner II), von denen nach seinen Forschungen (Wiesner I) diese ageotropisch jene positiv geotropisch reagieren[1]).

Die Luftwurzeln der Aroideen scheinen infolge ihres ausgesprochenen Dimorphismus in dieser Hinsicht gleichfalls ein besonders dankenswertes Untersuchungsobjekt abzugeben. Auf Grund der Beobachtungen von Schimper und Went nimmt man allgemein an, daß die sogenannten Nährwurzeln durch positiven Geotropismus ausgezeichnet sind, während ein solcher den Haftwurzeln nicht zukommen soll. Über das Auftreten von Statolithenstärke in beiden Kategorien von Wurzeln liegen nur wenige Untersuchungen vor, deren Ergebnisse aber mit den Forderungen der Statolithentheorie in vollem Einklange stehen. Němec beobachtete in den geotropischen Luftwurzeln von Monstera deliciosa Liebm. und Anthurium lanceolatum Knuth normale Statolithenstärke in der deutlich ausgebildeten Columella der Wurzelhaube; Tischler bestätigte diese Befunde bei Philod. pinnatifidum Schott, Raphidophora decursiva Schott und Anthurium Veitchi Mast. Er konstatierte überdies, daß junge Luftwurzeln in gewissen Fällen horizontal oder selbst schräg aufwärts gerichtet sein können; in solchen Fällen ist aber auch die Stärke feinkörnig und nicht orientiert oder sie besteht wohl aus gröberen Körnchen, die aber dann „meist um den Kern gelagert“ erscheinen. In den nicht geotropischen Haftwurzeln von Pothos cordatus fand Haberlandt (II) ziemlich große Stärkekörner in den äußersten Schichten der Wurzelhaube, die jedoch zumeist den inneren Wänden anliegen und durch die Schwerkraft nicht beeinflußt werden.

---

[1]) Ich komme auf diese und andere einschlägige Untersuchungen später zurück. S. pag. 292.

Die genannten Autoren haben selbst das geotropische Verhalten der auf Statolithen untersuchten Wurzeln nicht näher geprüft, beziehen sich vielmehr auf die bereits erwähnten Angaben von Schimper und Went. Aber auch an dieser Stelle fehlen Experimente fast vollständig. Die beiden Verfasser betonen vielmehr, daß die Sachlage „bei einer einfachen Betrachtung so klar ist, daß man sich in einer Deutung kaum irren kann“. Die vorhandenen Experimente beschränken sich daher soviel mir bekannt, auf einen gelegentlich von Sachs (I) durchgeführten Versuch mit Philod. Selloum¹) sowie vier Versuche mit Luftwurzeln eingetopfter Aroideen, welche von Went in den Tropen durchgeführt wurden. Es ergab sich dabei, daß die Nährwurzeln von Pothos aurea im Dunkelschrank ausgesprochen positiv geotropisch, die einer nicht näher bestimmten Aroidee hingegen weniger geotropisch reagierten, während die Haftwurzeln von Ph. melanochrysum und einer anderen nicht näher bestimmten Aroidee keine geotropische Krümmung aufwiesen.

Diese wenigen Versuche dürften aber doch zur Charakterisierung des Geotropismus der Aroideenluftwurzeln nicht ausreichen. Es wäre möglich, daß die Krümmung der langen und kräftigen Nährwurzeln auf vitaler Lastkrümmung beruht, wie sie Wiesner (II) vielfach für nickende Blüten nachwies. Andererseits könnte die meist horizontale Lage der Haftwurzeln eine Gleichgewichtslage darstellen, an deren Zustandekommen der Geotropismus in irgend einer Weise beteiligt ist²). Vor der Entscheidung dieser Fragen erscheint es verfrüht, das Auftreten oder Fehlen beweglicher Stärke in den Luftwurzeln der Aroideen zur Beurteilung der Statolithentheorie heranzuziehen.

Ehe ich auf ihr geotropisches Verhalten eingehe, will ich meine Beobachtungen über das Wachstum der Wurzeln vorausschicken. Sie

---

1) Sachs unterschied noch nicht zwischen Nähr- und Haftwurzeln. Vermutlich diente seinem Versuche eine Nährwurzel der genannten Pflanze.

2) Haberlandt hat bereits auf das mögliche Vorhandensein eines Transversalgeotropismus hingewiesen.

scheinen mir von Wichtigkeit, da der Charakter der tropistischen Krümmungen wesentlich von der Länge der Wachstumszone, der Lage des Zuwachsmaximums etc. abhängt. Zudem dürften diese Messungen auch deshalb einiges Interesse beanspruchen, da über das Wachstum der Luftwurzeln nur ganz spärliche Daten vorliegen; sie beschränken sich soweit mir bekannt auf die Angaben von Sachs für je eine Wurzel (offenbar eine Nährwurzel) von Monstera deliciosa und Philodendron Selloum, sowie die Beobachtungen, welche Went an zwei Nährwurzeln von Ph. melanochrysum und je einer Haftwurzel von Ph. melanochrysum, Ph. lacerum nnd Pothos sp. ausführte.

Sachs (I) fand bereits, daß die wachsende Region bei Luftwurzeln auffallend lang ist und die Zone des maximalen Zuwachses weit von der Spitze entfernt liegt; der Gesamtzuwachs hingegen soll keine größeren Werte als bei Erdwurzeln erreichen, was nach Went allerdings auf das kümmerliche Gewächshausleben der Versuchspflanzen zurückzuführen sei. Went bestätigt im übrigen die Sachsschen Angaben für Nährwurzeln; die Haftwurzeln verhalten sich nach seinen Untersuchungen gerade entgegengesetzt; sie wachsen sehr langsam und haben eine kurze wachsende Region; die Stelle des Zuwachsmaximums liegt nahe an der Spitze.

Meine Messungen wurden z. T. im Warmhause des pflanzenphysiologischen Instituts, zumeist jedoch in den Gewächshäusern von Schönbrunn durchgeführt, deren prächtiges Aroideensortiment mir Herr Inspektor Vogl in liebenswürdiger Zuvorkommenheit zu meinen Versuchen überließ, wofür ich zu wärmstem Danke verpflichtet bin. Die Mehrzahl der Versuchspflanzen war nicht in Töpfen kultiviert, sondern ausgepflanzt und zeichnete sich durch üppigste Entfaltung aus. Damit war allerdings auch ein Nachteil verbunden. Die Wurzeln waren oft sehr unbequem zugänglich, worunter die Genauigkeit der Markierung und Messung litt. Das Markieren war aber auch dadurch sehr mühevoll, daß infolge der oft schleimigen Beschaffenheit der Wurzeloberflächen die Marken nur schwer haften wollten oder zerflossen. Manche Versuche wurden auch dadurch zerstört, daß die Wurzeloberfläche vielfach abgestoßen wird und sich dann nicht selten sogar kontrahiert, so daß die gegenseitige Entfernung der Marken, welche an den abgelösten Hautfetzen haften, sich nicht ändert, obgleich die Wurzel sichtlich stark gewachsen ist. In besonders störenden Fällen mußten daher diese Gewebereste durch leichtes Reiben vor dem Markieren entfernt werden, was umso eher erlaubt war, als das Wachstum dadurch anscheinend nicht im geringsten beeinträchtigt wurde. Die Messungen wurden mit Hilfe eines mit Spitzen versehenen Nonius (Schieblehre) durchgeführt.

## I. Das Wachstum der Aroideenwurzeln.

Ich gebe in den nachstehenden Tabellen eine Auswahl von Messungsergebnissen wieder und zwar umfaßt Tab. I Beobachtungen an typischen Nährwurzeln, Tab. II Messungen an typischen Haftwurzeln, während in Tab. III Beobachtungsresultate an solchen Luftwurzeln zusammengestellt wurden, deren Charakter sich nicht mit Bestimmtheit erkennen ließ. Diese letzteren Wurzeln gehörten insgesamt jüngeren Topfpflanzen zu, an welchen bekanntlich ein Unterschied beider Wurzelkategorien zumeist nicht ausgeprägt ist. In jeder Tabelle sind unter A. die in mehrtägigen Intervallen angestellten Messungen vorausgeschickt, während unter B. tägliche Messungen verzeichnet sind. Da nur diese die Länge der Wachstumszone genauer erkennen lassen, ist auch nur in diesen Fällen der Zuwachs in Prozenten der Wachstumszone angeführt worden. Die Entfernung des Zuwachsmaximums von der Wurzelspitze kann natürlich gleichfalls nur aus den täglichen Messungen mit annähernder Genauigkeit bestimmt werden. Es wurde der Berechnung die Annahme zugrunde gelegt, daß die Mitte der maximalen Wachstumszone am stärksten wächst. Wenn also bei einer 2 mm-Teilung die vierte Zone den stärksten Zuwachs aufwies, so wurde die Entfernung des Wachstumsmaximums mit 7 mm angenommen.

Die Versuchspflanzen befanden sich in verschiedenen Gewächshäusern und zwar in zwei Abteilungen des großen „Palmenhauses“ von Schönbrunn (hier mit „Mittelhaus“ und „Warmhaus“ bezeichnet), im „Aroideenhaus“ des Schönbrunner Reservegartens und zum kleinen Teile im Warmhause des pflanzenphysiologischen Institutes der Universität („Inst. Warmh.“). Ich führe diese Lokalitäten bei den untersuchten Pflanzen an, da bei der Verschiedenheit von Temperatur und Feuchtigkeit in den einzelnen Gewächshäusern nur Wachstumsmessungen an Pflanzen desselben Hauses unter sich vergleichbare Resultate liefern. Die günstigsten Kulturbedingungen herrschten wohl im Aroideenhause, in welchem jedoch nur verhältnismäßig kleine Topfpflanzen in Kultur standen.

# Tabelle I.

## Wachstum typischer Nährwurzeln.

### A. Messungen in mehrtägigen Intervallen.

| Name | Bemerkungen | Ursprüngliche Länge der Wachstumszone in mm | Beobachtungsdauer | Gesamtzuwachs in mm | Mittlerer Zuwachs pro Tag in mm |
|---|---|---|---|---|---|
| Philod. Houlletianum I. | Warmhaus:<br>l¹) = 3,5 m | 8,5 | 29. I.—1. II. | 10 | 3,3 |
| | | | 1. II.—5. II. | 7,5 | 1,9 |
| II. | Warmhaus:<br>l = 3 m | 21 | 29. I.—1. II. | 23 | 7,7 |
| | | | 1. II.—5. II. | 26 | 6,5 |
| | | 20,6 | 5. II.—8. II. | 16,9 | 5,6 |
| III. | Mittelhaus:<br>l = 2,5 m | 8 | 12. II.—15. II. | 4 | 1,3 |
| | | | 17. II.—19. II. | 6 | 1,5 |
| | | 10 | 19. II.—22. II. | 6,9 | 1,7 |
| IV. | Mittelhaus:<br>l = 1 m<br>(auffallend dünne Wrz.) | 7,2 | 22. II.—24. II. | 2,6 | 1,3 |
| Philod. Selloum I. | Mittelhaus:<br>cult. im Kübel<br>l = 5 m<br>d = 1 cm | 55 | 1. II.—5. II. | 59 | 14,7 |
| | | | 5. II.—8. II. | 49 | 16,3 |
| | | | 8. II.—15. II. | 151 | 21,5 |
| | | | 15. II.—19. II. | 71,2 | 17,8 |
| | | | 19. II.—22. II. | 64,1 | 21,3 |
| II. | l = 5,5 m | 50 | 5. II.—8. II. | 21 | 7 |
| III. | l = 5,5 m | ? | 22. II.—24. II. | 21,1 | 10,5 |
| Philod. elegans I. | Warmhaus:<br>l = 6 m | 19 | 29. I.—1. II. | 21 | 7 |
| | | | 1. II.—5. II. | 33 | 8,2 |
| | | | 5. II.—8. II. | 13 | 4,3 |
| | | | 8. II.—12. II. | 19 | 4,7 |
| | | 25 | 22. II.—23. II. | | 6,5 |
| II. | Warmhaus:<br>l = 5 m | 12 | 29. I.—1. II. | 10 | 3,3 |
| | | | 1. II.—5. II. | 10 | 2,5 |
| Philod. subovatum I. | Warmhaus:<br>l = 4,5 m | 5,4 | 29. I.—1. II. | 4,1 | 1,4 |
| II. | Mittelhaus: | 26 | 22. II.—24. II. | 10,7 | 5,3 |

---

1) l = Länge, d = Dicke der Wurzel. Bezüglich der Benennung vergl. pag. 289, Anm. 2.

## B. Tägliche Messungen.

| Name | | Bemerkungen | Ursprüngliche Länge der Wachstumszone in mm | Beobachtungsdauer | Zuwachs an aufeinanderfolgenden Tagen in mm | Entfernung des Zuwachsmaximums in mm | Zuwachs der Wachstumszone in Proz. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Philod. Houlletianum | I. | Nährwurzel<br>Warmhaus<br>l = 25 cm<br>d = 4,7 mm | 40 | 18. IV.—21. IV. | 10,5<br>11,6<br>10,6 | 17,5 | 26,2 |
| | II. | l = 4—5 m<br>d = 3,2 mm | 25 | 18. IV.—21. IV. | 8,2<br>7,4<br>7,6 | 12,5 | 32,4 |
| | III. | l = 4—5 m<br>d = 2,4 mm | 15 | 18. IV.—21. IV. | 5,5<br>7,4<br>7,8 | 7,5 | 36,6 |
| | IV. | | 25 | 20. IV.—22. IV. | 6,5<br>7,4 | 12,5 | 26 |
| Philod. Selloum | I. | Pflanze<br>im Kübel<br>Mittelhaus<br>l = 5 m<br>d = 1 cm | ca. 90 | 22. IV.—23. IV. | 10,7 | 35 | 11,9 |
| | II. | Ersatzwrzl.[1]<br>l = 5 m<br>d = 11 mm | ca. 94 | 25. VII.—26. VII. | 26,8 | 35,5 | 28,5 |
| Philod. elegans | I. | Warmhaus<br>l = 3—4 m<br>d = 5 mm | 45 | 18. IV.—22. IV. | 14,3<br>16,5<br>13,9<br>13,9 | 22,5 | 31,8 |
| | II. | Hauptwurzel<br>l = 1 m<br>an der Spitze abgestorben;<br>Ersatzwurzel<br>l = 0,5 m | 35 | 18. IV.—22. IV. | 9,1<br>11,8<br>8,8<br>8,1 | 15 | 26 |
| | III. | Spitze der Hauptwurzel abgestorben;<br>Ersatzwurzel<br>l = 40 cm<br>d = 5,7 mm | 45 | 18. IV.—21. IV. | 14,6<br>23,9<br>14,2 | 22,5 | 32,4 |

---

[1] Unter „Ersatzwurzeln“ sollen jene Seitenwurzeln verstanden werden, welche nach der Dekapitation oder Verletzung der Nährwurzel in der Nähe der Wundstelle entstehen und die Funktion dieser letzteren übernehmen.

| Name | | Bemerkungen | Ursprüngliche Länge der Wachstumszone in mm | Beobachtungsdauer | Zuwachs an aufeinanderfolgenden Tagen in mm | Entfernung des Zuwachsmaximums in mm | Zuwachs der Wachstumszone in Proz. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Philod. elegans | IV. | l = 5 m<br>d = 7 mm | 35 | 18. IV.—22. IV. | 12,5<br>22,7<br>18,4<br>10,8 | 17,5 | 35,7 |
| | V. | | 35 | 20. IV.—22. IV. | 7,7<br>12,0 | 20 | 22 |
| Philod. acutatum | I. | Warmhaus<br>l = 4 m<br>d = 6 mm | 45 | 18. IV.—22. IV. | 13,1<br>14,3<br>9,5<br>9,1 | 17,5 | 29,1 |
| | II. | l = 3 m<br>d = 6 mm | 35 | 18. IV.—22. IV. | 9,2<br>14,1<br>9,3<br>8,2 | 17,5 | 26,3 |
| Philod. subovatum | I. | Mittelhaus<br>l = 2,5—3 m<br>d = 5,5 mm | 45 | 18. IV.—21. IV. | 12,0<br>24,1<br>13,2 | 17,5 | 26,6 |
| | II. | Mittelhaus<br>l = 2,5—3 m<br>d = 4 mm | 30 | 18. IV.—19. IV. | 7,4 | 12,5 | 24,6 |
| | III. | Warmhaus | 25 | 21. IV.—22. IV. | 6,0 | 12,5 | 24 |
| Philod. tripartitum | I. | Warmhaus | 30 | 21. IV.—22. IV. | 8,9 | 20 | 29,6 |
| | II. | Warmhaus | 35 | 21. IV.—22. IV. | 14,6 | 15 | 41,7 |
| | III. | Warmhaus | 30 | 21. IV.—22. IV. | 15,1 | 17,5 | 50,3 |
| Philod. Ghiesbrechtii | | Warmhaus<br>l = 4 m<br>d = 5 mm | 15 | 18. IV.—20. IV. | 3,0<br>4,4 | 7,5 | 20 |

## Tabelle II.

### Wachstum typischer Haftwurzeln.

### A. Messungen in mehrtägigen Intervallen.

| Name | Bemerkungen | Ursprüngliche Länge der Wachstumszone in mm | Beobachtungsdauer | Gesamtzuwachs in mm | Mittlerer Zuwachs in mm |
|---|---|---|---|---|---|
| Philod. tripartitum I. | Warmhaus<br>Wurzel aus dem jüngsten Nodus<br>l = 10 cm | | 29. I.—1. II.<br>1. II.—5. II. | 7<br>8 | 2,3<br>2,0 |
| II. | l = 9 cm | | 29. I.—1. II.<br>1. II.—5. II. | 7,5<br>5 | 2,5<br>1,2 |
| III. | l = 8 cm | | 29. I.—1. II.<br>1. II.—5. II. | 4<br>3 | 1,3<br>0,8 |
| IV. | l = 0,6 cm | 6 | 5. II.—8. II.<br>8. II.—12. II. | 7<br>19 | 2,3<br>4,8 |
| V. | l = 0,4 cm | 4 | 5. II.—8. II.<br>3. II.—12. II. | 8,5<br>14,5 | 2,8<br>3,6 |
| VI. | l = 0,3 cm | 3 | 8. II.—12. II. | 8 | 2,0 |
| Philod. subovatum I. | Mittelhaus<br>Haftwurzel aus letztem Nodus<br>l = 12 mm | | 12. II.—15. II. | 10 | 3,3 |
| II. | l = 32 mm | | 12. II.—15. II. | 13 | 4,3 |
| III. | l = 26 mm | | 12. II.—15. II. | 12 | 4,0 |
| IV. | l = 12 mm | | 12. II.—15. II. | 10 | 3,3 |
| Philod. Ghiesbrechtii | Warmhaus<br>Haftwurzel aus dem letzten Nodus<br>l = 20 cm | | 1. II.—5. II.<br>5. II.—8. II. | 4<br>5 | 1<br>1,7 |

## B. Tägliche Messungen.

| Name | Bemerkungen | Ursprüngliche Länge der Wachstumszone in mm | Beobachtungsdauer | Zuwachs an aufeinanderfolgenden Tagen in mm | Entfernung des Zuwachsmaximums in mm | Zuwachs der Wachstumszone in Proz. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Philod. tripartitum | Warmhaus<br>Wurzeln aus dem II. Nodus | | | | | |
| I. | l = 35 mm | 8 | 20. IV.—22. IV. | 4,3<br>5,7 | 5 | 53,7 |
| II. | l = 26 mm | 8 | do. | 4,4<br>4,2 | 5 | 55 |
| III. | l = 16 mm | 8 | do. | 4,0 | 5 | 50 |
| IV. | l = 26 mm | 6 | do. | 2,8<br>1,9 | 3 | 46,6 |
| | Wurzeln aus dem I. (jüngsten) Nodus | | | | | |
| V. | l = 50 mm | 10 | do. | 4,1<br>5,5 | 5 | 41 |
| VI. | l = 170 mm | 14 | do. | 6,4<br>8,4 | 9 | 45,7 |
| VII. | l = 110 mm | 10 | do. | 3,5<br>4,1 | 7 | 35 |
| Philod. subovatum | Mittelhaus | | | | | |
| I. | l = 3,5 mm | 3,5 | 22. II.—24. II. | 0,7<br>1,1 | | 20 |
| II. | l = 2 mm | 2 | do. | 0,3<br>0,7 | | 15 |
| Syngonium sp. | Warmhaus<br>Wurzeln aus dem I. Nodus | | | | | |
| I. | l = 6 mm | | 20. IV.—22. IV. | 1,8<br>3,1 | | |
| II. | l = 7,5 mm | | do. | 2,0<br>3,8 (?) | | |
| III. | l = 17 mm | 8 | do. | 3,3<br>3,4 | 5 | 41,2 |
| | Wurzeln aus dem II. Nodus | | | | | |
| IV. | | 8 | 20. IV.—21. IV. | 2,3 | 5 | 28,7 |
| Pothos celatocaulis | Warmhaus<br>Wurzeln d. jüngsten Internodiums | | | | | |
| I. | | 3 | 19. IV.—20. IV. | 1,2 | 2,5 | 40 |
| II. | | 3 | do. | 1,4 | 2,5 | 46,6 |
| Pothos argyraeus | Warmhaus | | | | | |
| I. | l = 19 mm | 4,8 | 25. VII.—26. VII. | 2 | 2,5 | 41,6 |
| II. | l = 14 mm | 4,8 | do. | 2,6 | 2,5 | 54,5 |

## Tabelle III.

### Messungen an Luftwurzeln, deren Charakter als Nähr- oder Haftwurzeln nicht erkennbar ist.

| Name | Bemerkungen | Ursprüngliche Länge der Wachstumszone in mm | Beobachtungsdauer | Gesamtzuwachs in mm | Mittlerer zuwachs in mm |
|---|---|---|---|---|---|
| Philod. giganteum | Mittelhaus<br>im Topfe kult. | 15 | 5. II.—8. II. | 9 | 3 |
| | | | 8. II.—12. II. | 8 | 2 |
| | | | 12. II.—15. II. | 16,5 | 5,5 |
| Tornelia fragrans I. | Inst.<br>Warmhaus<br>l = 60 cm | 17 | 8. I.—13. I. | 12,3 | 2,46 |
| | | | 13. I.—15. I. | 6,7 | 3,35 |
| | | | 15. I.—18. I. | 5,5 | 1,83 |
| II. | l = 70 cm | 13 | 31. I.—6. II. | 12 | 2 |
| III. | Mittelhaus<br>l = 57 mm | ca. 14 | 12. II.—15. II. | 13 | 4,3 |
| | | | 15. II.—19. II. | 15,5 | 3,9 |
| IV. | Mittelhaus<br>l = 35 mm | ca. 12 | 12. II.—15. II. | 10,3 | 3,4 |
| | | | 15. II.—19. II. | 11,5 | 2,9 |
| Anthurium elegans | | | | | |
| I. | Aroideenhaus<br>Topfpflanze<br>l = 40 cm<br>d = 8 mm<br>horiz. | 15 | 22. III.—24. III. | 6,8 | 3,4 |
| II. | | 17 | 22. III.—24. III. | 7,3 | 3,6 |
| Anthurium digitatum | | | | | |
| | Warmhaus<br>l = 40 mm | 16 | 5. II.—8. II. | 12 | 4 |
| | | | 8. II.—12. II. | 7 | 1,7 |
| Anthur. crassinervum I. | Inst.<br>Warmhaus<br>l = 17 mm | 4,8 | 13. II.—15. II. | 3,7 | 1,8 |
| | | | 15. II.—18. II. | 5,5 | 1,8 |
| II. | l = 11 mm | 4,2 | 13. II.—15. II. | 2,3 | 1,1 |
| | | | 15. II.—18. II. | 4,9 | 1,6 |
| III. | l = 16 mm | 4,4 | 13. II.—15. II. | 3,1 | 1,5 |
| | | | 15. II.—18. II. | 4,9 | 1,6 |
| IV. | l = 14 mm | | 15. II.—18. II. | 6,8 | 2,2 |

Aus vorstehenden Tabellen lassen sich folgende Ergebnisse ableiten, welche die von Sachs und Went gemachten Angaben teils bestätigen, teils ergänzen.

1. Die Wachstumszone der typischen Nährwurzeln ist gegenüber der der Erdwurzeln vom Typus der Vicia Faba (wie bereits Sachs angibt) auffallend lang; sie bewegt sich zumeist zwischen 20 und 50 mm; im Extrem kann sie selbst 90 mm erreichen, aber auch auf 5—10 mm sinken. Solche Wurzeln haben dann meist äußerlich den Charakter langer, dünner Haftwurzeln.

2. Die nach Verletzung der Vegetationsspitze auftretenden „Ersatzwurzeln", die morphologisch als Seitenwurzeln zweiten Grades zu bezeichnen sind, verhalten sich bezüglich ihres Wachstums wie Nährwurzeln.

3. Typische Haftwurzeln besitzen eine Wachstumszone von 3 bis 14 mm, doch werden diese Grenzwerte anscheinend selten erreicht. Die kürzeste Wachstumszone besitzen solche Haftwurzeln, welche einer nur geringen Längenentwicklung fähig sind, wie z. B. die Haftwurzeln von Pothos.

4. Die Wachstumsgeschwindigkeit der typischen Nährwurzeln ist durchschnittlich geringer als die der Haftwurzeln. Sie beträgt für jene in der Mehrzahl der Fälle 15—35 %, für diese 40—70 %.

5. Der tägliche Gesamtzuwachs ist bei Nähr- und Haftwurzeln nicht größer, vielfach sogar kleiner als bei Erdwurzeln (Faba-Typus). Er schwankt in den untersuchten Fällen zwischen 1,3 und 26,8 mm bei Nährwurzeln und 0,8—8,4 mm bei Haftwurzeln.

6. In den Fällen, in welchen der Unterschied zwischen Nähr- und Haftwurzeln nur wenig oder gar nicht zum Ausdrucke kommt, wie bei Topfpflanzen von Tornelia oder Anthurien, scheint sich auch ein intermediäres Verhalten in der Länge der Wachstumszone und der Wachstumsgeschwindigkeit einzustellen.

Die in Punkt 5 ausgesprochene Tatsache wurde bereits von Sachs hervorgehoben. Went leugnet jedoch dieses Verhalten und führt das Resultat auf das schwächliche Wachstum der Gewächshausexemplare zurück. Ich glaube nicht, daß dieser Einwand stichhaltig ist und zwar nicht allein deshalb, weil die von mir untersuchten Wurzeln der augenscheinlich sehr üppig gedeihenden Gewächshauspflanzen sich im wesentlichen ganz gleich den von Sachs beobachteten verhielten[1], sondern hauptsächlich deshalb, weil die von Went selbst in den Tropen angestellten Messungen zu demselben Ergebnisse führen. So findet Went für Nährwurzeln von Phil. melanochrysum einen täglichen Gesamtzuwachs von 20—22 mm (pag. 21 des Sep. A.), Größen, welche von Faba-Wurzeln bei Kultur in feuchter Luft erreicht, bei Kultur in lockerer, feuchter Erde sogar übertroffen werden (cf. z. B. Sachs [I] p. 799). Berücksichtigt man überdies, daß bei Faba-Wurzeln der Zuwachs mehr als 250 $^0/_0$ der wachsenden Region betragen kann, so kommt man zu dem Ergebnisse, daß die Nährwurzeln absolut genommen nicht schneller, relativ (i. e. im Vergleich zur Länge der Wachstumszone) sogar wesentlich langsamer wachsen als Erdwurzeln des gewöhnlichen Typus.

---

[1] Ich gebe natürlich zu, daß das Wachstum von Freilandpflanzen in den Tropen unter günstigeren Bedingungen vor sich geht als bei den bestkultivierten Gewächshauspflanzen; ich glaube nur unter Berücksichtigung der Wentschen Messungen, daß der Unterschied in der Zuwachsgröße kein sehr wesentlicher sein kann.

Um die Beziehungen zwischen der Länge der Wachstumszone und der Lage des Zuwachsmaximums zur Zuwachsgröße und zur Wachstumsgeschwindigkeit deutlicher hervortreten zu lassen, sollen nachfolgend aus den Tabellen einige vergleichbare Daten zusammengestellt werden, indem Messungen an Pflanzen desselben Gewächshauses angeführt werden, welche an denselben Tagen erfolgten. Ich wähle die Beispiele aus den unter B zusammengestellten Messungen, da die in mehrtägigen Intervallen gemachten Beobachtungen keinen Anhaltspunkt über die Lage des Zuwachsmaximums geben und nur eine ungenaue Berechnung der Wachstumsgeschwindigkeit erlauben.

A. Nährwurzeln.

Phil. Houlletianum.

| No. der Wurzel | Länge der Wachstumszone | Zuwachs | Entfernung des Zuwachsmaxim. | Zuwachs in Proz. der Wachstumszone |
|---|---|---|---|---|
| I | 40 mm | 10,5 mm | 17,5 mm | 26,2 |
| II | 25 | 8,2 | 12,5 | 32,4 |
| IV | 25 | 6,5 | 12,5 | 26,0 |
| III | 15 | 5,5 | 7,5 | 36,6 |
| Phil. elegans. | | | | |
| I | 45 | 14,3 | 22,5 | 31,8 |
| III | 45 | 14,6 | 22,5 | 32,4 |
| IV | 35 | 12,5 | 17,5 | 35,7 |
| II | 35 | 9,1 | 15 | 26 |
| V | 35 | 7,7 | 20 | 22 |
| Phil. acutatum. | | | | |
| I | 45 | 13,1 | 17,5 | 29,1 |
| II | 35 | 9,2 | 17,5 | 26,3 |
| Phil. subovatum. | | | | |
| I | 45 | 12,0 | 17,5 | 26,6 |
| II | 30 | 7,4 | 12,5 | 24,6 |
| Phil. tripartitum. | | | | |
| II | 35 | 14,6 | 15 | 41,7 |
| I | 30 | 8,9 | 20 | 29,6 |
| III | 30 | 15,1 | 17,5 | 50,3 |

B. Haftwurzeln.

Phil. tripartitum.

| No. der Wurzel | Länge der Wachstumszone | Zuwachs | Entfernung des Zuwachsmaxim. | Zuwachs in Proz. der Wachstumszone |
|---|---|---|---|---|
| VI | 14 mm | 6,4 mm | 9 mm | 45,7 |
| V | 10 | 4,1 | 5 | 41 |
| VII | 10 | 3,5 | 7 | 35 |
| I | 8 | 4,3 | 5 | 53,7 |
| II | 8 | 4,4 | 5 | 55 |
| III | 8 | 4,0 | 5 | 50 |
| IV | 6 | 2,8 | 3 | 46,6 |
| Phil. subovatum. | | | | |
| I | 3,5 | 0,7 | — | 20 |
| II | 2 | 0,3 | — | 15 |

In der vorstehenden Zusammenstellung sind die Wurzeln jeder Art nach abnehmender Länge der Wachstumszone angeordnet. Es ergibt sich hieraus (das gleiche trifft übrigens im allgemeinen auch für die in Tab. I angeführten Versuchsobjekte zu), daß wenigstens in der Regel mit abnehmender Länge der Wachstumszone die Zuwachsgröße sinkt. Gleichzeitig rückt das Zuwachsmaximum gegen die Wurzelspitze vor. Da die Zuwachsgröße nicht eine ausschließliche Funktion der Länge der Wachstumszone ist, was schon in der ungleich schnellen Abnahme beider Größen zum Ausdrucke kommt, erscheint es verständlich, daß die in Prozenten der Wachstumszone ausgedrückten Zuwächse, in keiner Beziehung zur Länge der Wachstumszone zu stehen scheinen. Die Zahlen der letzten Reihe schwanken zumeist innerhalb geringerer Grenzen als die der beiden ersten Kolonnen. Oft nimmt sogar bei abnehmender Länge der Wachstumszone der prozentische Zuwachs zu.

Dieselbe Gesetzmäßigkeit, welche für die Wurzeln derselben Art gilt, dürfte im allgemeinen auch für die Wurzeln verschiedener Arten ja sogar für die beiden Kategorien von Wurzeln zutreffen. Wenigstens läßt sich aus den obigen Tabellen erkennen, daß die Haftwurzeln gegenüber den Nährwurzeln durch eine kurze Wachstumszone und dementsprechend einen geringeren Zuwachs ausgezeichnet sind und daß ihr Wachstumsmaximum näher an die Spitze herangerückt ist, daß jedoch ihre prozentische Zuwachsgröße oft erheblich die der Nährwurzeln übertrifft.

Die dicken Nährwurzeln pflegen intensiver zu wachsen (s. Phil. Selloum, elegans); ihr Wachstumsmaximum liegt daher weiter von der Spitze entfernt als bei dünnen Wurzeln (vgl. Phil. Houlletianum). Diese Tatsache dürfte beim Eindringen der Wurzeln in das Substrat eine nicht unwesentliche Rolle spielen. Je dünner die Wurzel, desto näher muß die bereits ausgewachsene Zone an die Spitze heranrücken, soll der sich der Wurzel entgegenstellende Widerstand wirksam überwunden werden.

Um die Wachstumsverteilung anschaulich zu machen, sollen nachstehend einige tägliche Messungen in Extenso mitgeteilt werden.

A. Nährwurzeln.

Philodendron Houlletianum. Warmhaus. Versuchsdauer: 18. IV.—21. IV.
Zonenlänge 5 mm.

Zuwachs der Zonen an aufeinanderfolgenden Tagen:

| | 19. IV. | 20. IV. | 21. IV. |
|---|---|---|---|
| I. | 1,0 | 1,0 | 2 |
| | 2,0 | 3,3 | 4,5 |
| | 2,0 | 3,4 | 3,9 |
| | 2,8 | 3,3 | 0,2 |
| | 1,2 | 0,6 | 0 |
| | 0,5 | 0 | |
| | 0,5 | | |
| | 0,5 | | |
| | 0 | | |
| II. | 1,8 | 2,4 | 4,3 |
| | 1,8 | 3,4 | 3,3 |
| | 3,0 | 1,4 | 0 |
| | 1,2 | 0,2 | |
| | 0,4 | 0 | |
| | 0 | | |
| III. | 1,4 | 3,6 | 6,7 |
| | 3,4 | 3,8 | 1,1 |
| | 0,7 | 0 | 0 |
| | 0 | | |
| IV. | 0 | 1,5 | |
| | 1,9 | 1,3 | |
| | 2,2 | 3,4 | |
| | 1,2 | 1,2 | |
| | 1,2 | 0 | |

Phil. Selloum. Mittelhaus. Ersatzwurzel 75 cm, Hauptwurzel 4 m.
Dicke 11,3 mm.

| Ursprüngliche Zonenlänge[1]<br>25. VII. | Zuwachs nach 24 Std.<br>26. VII. |
|---|---|
| 12,3 mm | 1,2 mm |
| 8,2 | 2,8 |
| 10,0 | 3,0 |
| 10,0 | 4,4 |
| 9,8 | 3,4 |
| 10,0 | 3,2 |
| 9,8 | 3,4 |
| 10,0 | 2,6 |
| 8,4 | 1,8 |
| 7,8 | 1,0 |
| 8,7 | 0 |

---

[1] Die ursprünglichen Zonenlängen waren ungleich groß, werden daher in diesem Falle besonders angeführt.

Phil. acutatum. Warmhaus. Zonenlänge 5 mm.

Zuwachs der Zonen an aufeinanderfolgenden Tagen:

| | 19. IV. | 20. IV. | 21. IV. | 22. IV. |
|---|---|---|---|---|
| I. | | | | |
| Länge 4 m | 1,4 | 1,6 | 1,6 | 2,6 |
| Durchm. 6 mm | 1,4 | 2,2 | 2,8 | 3,5 |
| | 1,6 | 3,2 | 3,2 | 2,7 |
| | 2,7 | 3,7 | 1,9 | 0,3 |
| | 1,6 | 2,0 | 0 | 0 |
| | 1,6 | 1,6 | | |
| | 1,0 | 0 | | |
| | 1,0 | | | |
| | 0,4 | | | |
| | 0 | | | |
| II. | 1 | 1,7 | 1,8 | 1,7 |
| Länge 3 m | 1,2 | 3,1 | 3,5 | 4,0 |
| Durchm. 6 mm | 2,2 | 4,5 | 3,3 | 2,5 |
| | 2,5 | 3,5 | 0,7 | 0 |
| | 1,3 | 1,3 | 0 | |
| | 0,5 | 0 | | |
| | 0,5 | | | |
| | 0 | | | |

Phil. subovatum. Mittelhaus. Zonenlänge 5 mm.

| | | | |
|---|---|---|---|
| I. | 0 | 2,5 | 1,8 |
| Länge 2,5—3 m | 1,0 | 4,2 | 3,6 |
| Durchm. 5,5 mm | 1,0 | 5,4 | 6,3 |
| | 3,2 | 6,0 | 1,5 |
| | 2,0 | 3,2 | 0 |
| | 2,0 | 1,2 | |
| | 1,0 | 0,3 | |
| | 1,0 | 0,3 | |
| | 0,4 | 0 | |
| | 0,4 | | |
| | 0 | | |

Phil. elegans. Warmhaus. Zonenlänge 5 mm. Versuchsdauer 18. IV.—22. IV.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| I. | 1,4 | 1,6 | 2,5 | 3,2 |
| Länge 3—4 m | 2,3 | 4,6 | 6,4 | 8,0 |
| Durchmesser 5 mm | 2,3 | 4,6 | 4,1 | 2,7 |
| | 2,3 | 3,7 | 0,9 | 0 |
| | 3,0 | 2,0 | 0 | |
| | 1,0 | 0 | | |
| | 1,0 | | | |
| | 0,5 | | | |
| | 0,5 | | | |
| | 0 | | | |
| II. | 0 | 1,2 | 1,2 | 1,9 |
| Spitze der Hauptwurzel | 1,4 | 4,0 | 4,2 | 5,0 |
| abgestorben. Ersatzwurzel 0,5 m lang. | 2,0 | 4,4 | 3,2 | 1,2 |
| Dicke 5 mm | 2,0 | 1,8 | 0,2 | 0 |
| | 1,6 | 0,4 | 0 | |
| | 1,3 | 0 | | |
| | 0,5 | | | |
| | 0 | | | |

Phil. elegans. Warmhaus. Zonenlänge 5 mm. Versuchsdauer: 18. IV.—22. IV.

| III. | 19. IV. | 20. IV. | 21. IV. | 22. IV. |
|---|---|---|---|---|
| Ersatzwurzel | 0,5 | 1,1 | 1,9 | |
| Länge 40 cm | 1,7 | 3,6 | 3,7 | |
| Durchm. 5,7 mm | 2,0 | 6,2 | 5,3 | |
| | 2,0 | 5,3 | 4,3 | |
| | 2,0 | 4,2 | 0 | |
| | 2,0 | 2,5 | | |
| | 2,0 | 1,0 | | |
| | 1,2 | 0 | | |
| | 1,2 | | | |
| | 0 | | | |
| IV. | 1,4 | 1,3 | 2,6 | 0,9 |
| Länge ca. 5 m | 1,6 | 4,9 | 6,8 | 6,6 |
| Durchm. 7 mm | 2,3 | 7,3 | 7,4 | 3,3 |
| | 2,7 | 6,0 | 1,6 | 0 |
| | 2,3 | 2,7 | 0 | |
| | 1,5 | 0,7 | | |
| | 0,7 | 0 | | |
| | 0 | | | |

Phil. tripartitum. Warmhaus. Zonenlänge 5 mm.

| I. 22. IV. | II. 22. IV. |
|---|---|
| 1,0 | 1,7 |
| 1,5 | 2,2 |
| 2,0 | 2,8 |
| 2,0 | 2,5 |
| 1,7 | 2,4 |
| 0,7 | 2,0 |
| 0 | 1,0 |
| | 0 |

B. Haftwurzeln.

Syngonium sp. Warmhaus. Zonenlänge 2 mm.

| I. | 21. IV. | 22. IV. | II. | 21. IV. |
|---|---|---|---|---|
| Wurzeln aus dem | 0,5 | 0,7 | Wurzeln aus dem | 0,4 |
| jüngsten Nodus | 1,0 | 2,2 | 2. Nodus | 0,6 |
| Länge 17 mm | 1,5 | 2,0 | Länge 45 mm | 0,9 |
| | 0,3 | 0,5 | | 0,4 |
| | 0 | 0 | | 0 |

Phil. tripartitum. Warmhaus. Zonenlänge 2 mm.

Wurzeln aus dem 1. (jüngsten) Nodus.

| I. | 21. IV. | 22. IV. | II. | 21. IV. | 22. IV. |
|---|---|---|---|---|---|
| Länge 50 mm | 0,5 | 1,0 | Länge 110 mm | 0,6 | 0,4 |
| | 1,2 | 2,0 | | 0,8 | 1,9 |
| | 1,5 | 1,7 | | 0,8 | 1,8 |
| | 0,6 | 0,8 | | 1,0 | |
| | 0,3 | 0 | | 0,3 | |
| | 0 | | | 0 | |

Wurzeln aus dem 2. Nodus.

| I. | 21. IV. | 22. IV. | II. | 21. IV. | 22. IV. |
|---|---|---|---|---|---|
| Länge 35 mm | 0,6 | 0,9 | Länge 26 mm | 1,0 | 1,0 |
| | 1,0 | 2,5 | | 1,0 | 1,7 |
| | 1,7 | 2,3 | | 1,7 | 1,5 |
| | 1,0 | 0 | | 0,7 | 0 |
| | 0 | | | 0 | |
| III. | 1,0 | | IV. | 0,8 | 0,5 |
| Länge 16 mm | 1,0 | | Länge 26 mm | 1,2 | 1,4 |
| | 1,5 | | | 0,8 | 0 |
| | 0,5 | | | 0 | |
| | 0 | | | | |

Pothos argyraeus. Warmhaus. Zonenlänge 1,2 mm.

| I. | 26. VII. | II. | 26. VII. |
|---|---|---|---|
| Länge 19 mm | 0,2 | Länge 14 mm | 0,2 |
| | 0,5 | | 0,7 |
| | 1,0 | | 1,1 |
| | 0,3 | | 0,6 |
| | 0 | | 0 |

Pothos celatocaulis. Warmhaus. Wurzeln des jüngsten Internodiums.
Zonenlänge 1 mm.

| I. | 20. IV. | II. | 20. IV. |
|---|---|---|---|
| | 0 | | 0 |
| | 0,5 | | 0,5 |
| | 0,7 | | 0,9 |
| | 0 | | 0 |

Die angeführten täglichen Messungen scheinen mir zu einem interessanten Ergebnisse zu führen. Es fällt sofort auf, daß die Zone des stärksten Zuwachses sowohl bei Nähr- als auch bei Haftwurzeln nicht sehr ausgeprägt ist, jedenfalls lange nicht in dem Masse, wie es bei den Erdwurzeln des Faba-Typus[1]) der Fall ist. Darin scheint mir nun das wichtigste Charakteristikum der Aroideenluftwurzeln zu liegen. Während die Länge der Wachstumszone und die Zuwachsgröße unter Umständen bei diesen und bei Erdwurzeln gleich sein kann, ist den Luftwurzeln eine auffallende Gleichmäßigkeit des Wachstums eigentümlich. In manchen Fällen wie bei Philod. elegans III. tritt eine maximale Wachstumszone überhaupt kaum mehr hervor, da eine Strecke von 25 mm in gleichem Wachstume begriffen ist. Es muß zwar zugegeben werden, daß hier möglicherweise ein Messungsfehler unterlaufen ist, der wohl einige Zehntel Millimeter betragen kann, aber 0,5 mm gewiß nicht überschritt. Dadurch wird jedoch an der Tatsache des gleichmäßigen Wachstums nichts geändert.

Die charakteristische Wachstumsverteilung tritt besonders klar auf den beigegebenen Kurven hervor (s. Taf. X. und Figurenerklärung), bei welchen auf der Abszisse die Zonengröße, auf der Ordinate der 24stündige Zuwachs der jeweiligen Zone aufgetragen wurde. Die Zuwachskurven der Luftwurzeln unterscheiden sich auffällig durch ihren flachen Verlauf von den steilen Kurven, welche die Wachstumsverteilung der Erdwurzeln darstellen[2]). Man entnimmt daraus, daß zwischen der Wachstumsverteilung bei Aroideenluftwurzeln (Nähr- und Haftwurzeln) einerseits, Erdwurzeln andererseits ein wesentlicher Unterschied besteht,

---

1) N. Sachs (I).

2) Der flache Verlauf der Kurve der Partialzuwüchse wurde von Sachs (I) bereits für die Nährwurzeln von Monstera deliciosa und Phil. Selloum erkannt.

daß es daher unstatthaft ist, die Nährwurzeln in dieser Beziehung den Hauptwurzeln, die Haftwurzeln den Nebenwurzeln I. Ordnung an die Seite zu stellen1).

## Der Geotropismus der Aroideenluftwurzeln.

Es wurde schon einleitend erwähnt, daß die Nährwurzeln allgemein als positiv geotropisch betrachtet werden, ohne daß hierfür ein zwingender Beweis erbracht worden wäre. Ein solcher ist auch nicht leicht zu erbringen, zumal Klinostatenversuche in diesem Falle infolge der technischen Schwierigkeiten kaum durchführbar sind.

Eine größere Anzahl von Versuchen wurde zunächst einfach in der Weise ausgeführt, daß die Wurzeln in horizontaler Zwangslage fixiert wurden, wobei aber ihr wachsendes Ende frei horizontal schwebte; die Fixierung erfolgte stets oberhalb der wachsenden Region, um dieser eine freie Krümmungsfähigkeit zu wahren und um eine etwaige Kontaktwirkung auszuschließen. Beim Fixieren war überdies Vorsicht geboten, da die Nährwurzeln oft sehr spröde und daher leicht verletzlich waren. Soweit die Versuche messend durchgeführt wurden, sind sie in nachfolgender Tabelle zusammengestellt.

| Name | Datum | | Gesamtzuwachs in mm | Geotropisches Verhalten |
|---|---|---|---|---|
| | des Versuchsbeginns | der Beobachtung | | |
| Phil. Houlletianum I. | 29. I. | 1. II. | 10 | Leicht hakenförmig abwärts gekrümmt. |
| | | 5. II. | 7,5 | 30° 2) |
| „ „ II. | 29. I. | 1. II. | 23 | 30° |
| | | 8. II. | | unverändert |
| „ „ III. | 18. IV. | 19. IV. | 10,5 | 28° |
| | | 20. IV. | 11,6 | 18° |
| | | 21. IV. | 10,6 | 35° |
| „ „ IV. | 18. IV. | 19. IV. | 8,2 | 27° |
| | | 20. IV. | 7,4 | unverändert |
| | | 21. IV. | 7,6 | unverändert |
| „ „ V. | 18. IV. | 19. IV. | 5,5 | 32° |
| | | 20. IV. | 7,4 | unverändert |
| | | 21. IV. | 7,8 | 45° |

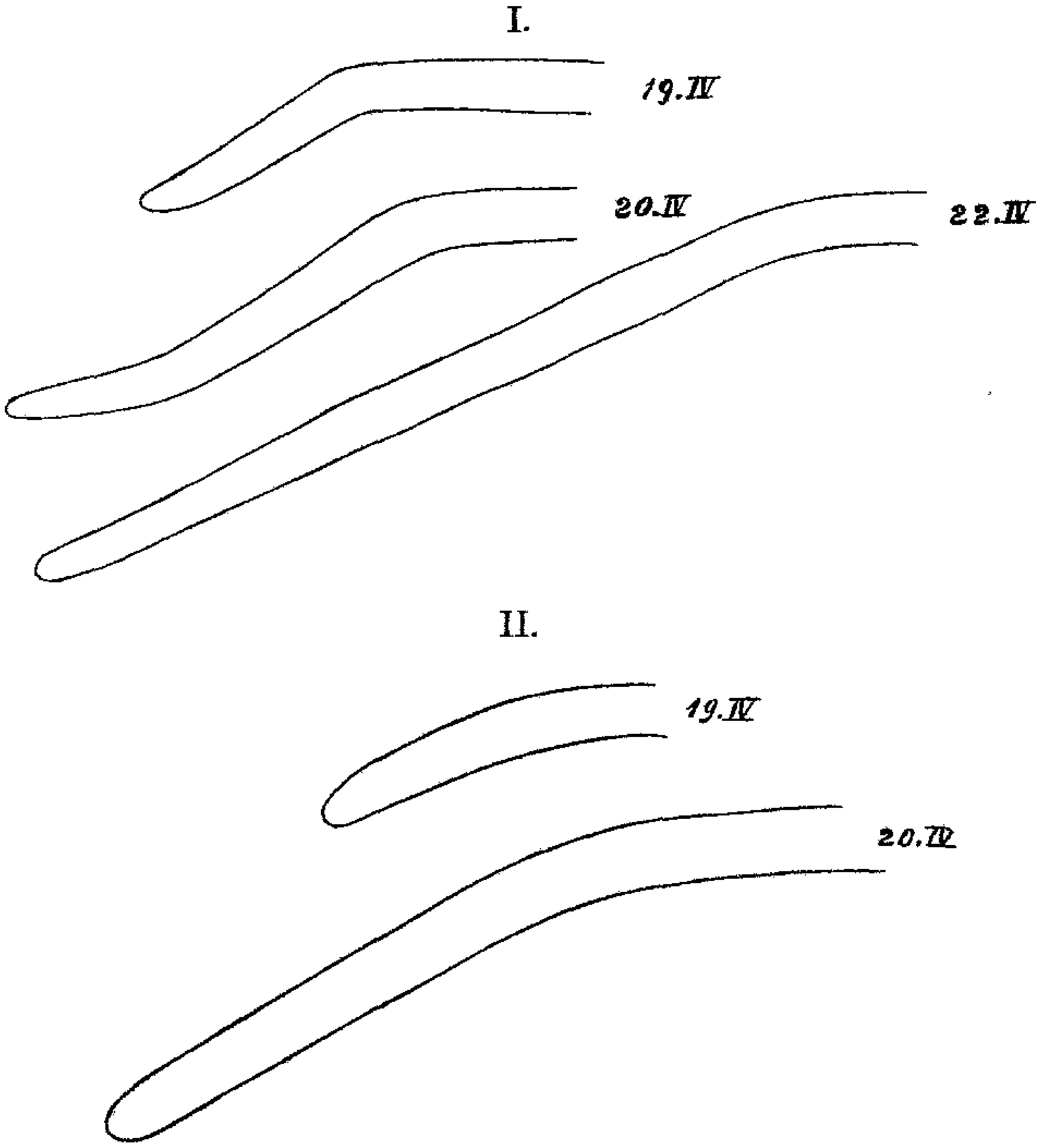
---

1) Da Nähr- und Haftwurzeln ebensowie Hauptwurzeln als primäre Wurzeln im Sinne von Sachs (II, pag. 24) zu gelten haben, so erkennt man deutlich, daß auch im vorliegenden Falle das physiologische Verhalten (Wachstum, Geotropismus) der morphologischen Dignität des Organs nicht parallel geht.

2) Die hier angegebenen Winkelgrößen bezeichnen die Neigung der Wurzeln zum Horizont. Eine Erhebung über die Horizontale ist durch ein — Vorzeichen ersichtlich gemacht.

| Name | Datum | | Gesamtzuwachs in mm | Geotropisches Verhalten |
|---|---|---|---|---|
| | des Versuchsbeginns | der Beobachtung | | |
| Phil. Selloum I. | 1. II. | 5. II. | 59 | 20° |
| | | 8. II. | 49 | 25°; neuerlich horiz. fixiert |
| | | 15. II. | 151 | 20° „ „ „ |
| | | 24. II. | 135,3 | durch 9 Tage horiz. geblieben |
| „ „ II. | 22. II. | 24. II. | 21,1 | ursprüngl. horiz. Lage unveränd. |
| Phil. elegans I. | 29. I. | 5. II. | 54 | 30°; neuerlich horiz. fixiert |
| | | 8. II. | 13 | 15° |
| „ II. | 18. IV. | 19. IV. | 14,3 | 30° |
| | | 20. IV. | 16,5 | Neuzuwachs 12°; älterer Teil 30° } vergl. Fig. I |
| | | 21. IV. | 13,9 | Gesamtwurzel 30° |
| | | 22. IV. | | unverändert |
| „ III. | 18. IV. | 19. IV. | 9,1 | 20° |
| | | 20. IV. | 11,8 | Neuzuwachs 18°; älterer Teil 32° |
| | | 21. IV. | 8,8 | Gesamtwurzel 30° |
| | | 22. IV. | 8,1 | unverändert |
| „ „ IV. | 18. IV. | 19. IV. | 14,6 | 15° |
| | | 20. IV. | 23,9 | Neuzuwachs 20°; älterer Teil 50° |
| | | 21. IV. | 15,2 | unverändert |
| Phil. acutatum I. | 22. II. | 23. II. | 4,3 | schwach geotropisch |
| „ „ II. | 18. IV. | 19. IV. | 13,1 | 30° } vergl. Fig. II |
| | | 20. IV. | 14,3 | nahezu unveränd. |
| Phil. tripartitum | 21. IV. | 22. IV. | 15,1 | 50° |
| Phil. Ghiesbrechtii | 18. IV. | 19. IV. | 3,0 | 40° |
| | | 20. IV. | 4,4 | unverändert |
| Anthurium elegans I. | 22. III. | 27. III. | ? | 55° |
| „ „ II. | 22. III. | 24. III. | 6,8 | 50° |
| „ „ III. | 22. III. | 24. III. | 7,3 | 20° |
| Anth. leucocarpum I. | 22. III. | 27. III. | 2,0 | ursprüngl. Lage von — 60° unverändert |
| „ „ II. | 22. III. | 27. III. | 1,7 | ursprüngl. Lage von 5° unveränd.; dabei deutlich — heliotrop. |
| „ „ III. | 22. III. | 27. III. | 1,9 | ursprüngl. horiz. Lage beibehalten, aber — heliotrop. |
| Anth. fissum I. | 24. III. | 27. III. | 4,6 | ursprüngl. Lage v. —30° unveränd. |
| „ „ II. | 24. III. | 27. III. | 3,3 | „ „ „ 40° „ |
| „ „ III. | 24. III. | 27. III. | 8 | aus der Horiz. auf — 5° aufgekrümmt (vielleicht infolge — Heliotropismus). |

Die an den Wurzeln beobachteten Krümmungen sind zunächst durch ihren flachen Verlauf, bzw. durch den großen Krümmungsradius des beschriebenen Bogens auffällig; zur Illustration dieses Verhaltens mögen beistehende genau nach der Natur angefertigten Skizzen dienen. Auch die in Fig. 1 auf Tafel IX abgebildete Wurzel von Tornelia fragrans zeigt den Krümmungsbogen in charakteristischer Ausbildung. Die Flachheit desselben hängt natürlich mit der für die Nährwurzeln der Aroideen so charakteristischen Länge ihrer Wachstumszone und dem geringen Hervortreten der maximalen Zuwachszone zusammen.



Geotropischer Krümmungsverlauf typischer Nährwurzeln.
I. Phil. elegans (I); II. Phil. acutatum (II). Natürl. Gr.

Manche Wurzeln, welche nicht als typische Nährwurzeln gelten können wie die von Anthurium leucocarpum und A. fissum zeigen trotz ursprünglich verschiedener Lage zum Horizont außer offenkundigen negativ-heliotropischen Krümmungen keinerlei Lageänderungen; sie sind zweifellos ageotropisch.

Die überwiegende Mehrzahl der typischen Nährwurzeln krümmt sich jedoch aus der Horizontalen nach abwärts. Auffällig ist es, daß sie in keinem einzigen Falle — die zahlreichen Beobachtungen, bei welchen keine genaueren Zuwachsmessungen angestellt wurden, führe ich hier nicht auf — die Vertikale erreichten, daß sie sich vielmehr im günstigsten Falle selbst im Verlaufe von mehreren Tagen nur bis 55°, gewöhnlich nicht einmal soweit unter die Horizontale senkten. Die „Ersatzwurzeln“ verhalten sich ebenso wie die Nährwurzeln[1]).

Ob diese Krümmungen geotropischer Natur sind läßt sich nicht immer sicher entscheiden. Daß sie als Lastkrümmungen anzusprechen wären, ist von vornherein wenig wahrscheinlich, da das Gewicht der Wurzelspitze gegenüber den kräftigen Nährwurzeln, welche in der wachsenden Region einen Durchmesser von 0,5—1 cm erreichen können, kaum in Betracht kommt. Zudem spricht gegen diese Deutung auch das augenscheinlich mit aktiver Kraft erfolgende Eindringen der Luftwurzeln in den Boden. Überdies wurden eine Anzahl Versuche in der Weise durchgeführt, daß die gesamte wachsende Region um jede Lastwirkung auszuschließen durch eine feste Unterlage gestützt wurde. In diesem Falle krümmten sich die Wurzeln wie bei den Sachsschen Glasplattenversuchen (I. [ges. Ab.] pag. 794) stets bogenförmig auf, die Konkavität nach unten gewendet. Es bleibt nur fraglich, ob die oben erwähnten Krümmungen nicht zum Teil durch einseitig einfallendes Licht beeinträchtigt wurden. Wenngleich getrachtet wurde, die horizontal liegenden Wurzeln einer überwiegend seitlichen Beleuchtung auszusetzen, so ließ es sich doch vielfach nicht vermeiden, daß auch starkes Licht von oben einstrahlte und möglicherweise zu negativ heliotropischen Krümmungen Anlaß gab.

Zur Entscheidung der Frage wurden die Enden der Nährwurzeln in Blechdosen eingeführt, deren durchlochter Deckel mit Watte hinreichend lichtdicht verschlossen wurde. Leider mußte ich mich auf einige wenige Versuche beschränken, da umfangreichere Versuchsreihen in den dem großen Publikum geöffneten Gewächshäusern nicht gut durchführbar waren. Ich führe nachstehend nur die wenigen Versuche an, bei welchen gleichzeitig Zuwachsmessungen ausgeführt wurden.

(Tabelle siehe nächste Seite.)

Mit vereinzelten Ausnahmen krümmten sich alle typischen Nährwurzeln, einschließlich Phil. Selloum und Tornelia fragrans (s. Fig. 1 Taf. IX) auch bei Lichtabschluß abwärts, erreichten aber auch unter diesen Bedingungen, trotzdem die Versuche tagelang fortgesetzt wurden, die Ver-

---

[1]) Die nach Verletzung der Nährwurzeln auftretenden Ersatzwurzeln gleichen also in jeder Hinsicht (vergl. pag. 277) den Nährwurzeln selbst, nicht aber den echten an diesen entspringenden Nebenwurzeln, welche nach Went (l. c. pag. 34) nicht oder kaum geotropisch reagieren.

### Dunkelversuche.

| Name | Datum des Versuchsbeginns | Datum der Beobachtung | Zuwachs in mm | Geotropisches Verhalten |
|---|---|---|---|---|
| Phil. acutatum | 20. IV. | 21. IV. | 9,5 | schwach positiv geotropisch |
| Phil. subovatum | 21. IV. | 22. IV. | 6,0 | 20° unter die Horizontale geneigt |
| Phil. tripartitum I. | 21. IV. | 22. IV. | 8,9 | 30° „ „ „ „ |
| „ „ II. | 21. IV. | 22. IV. | 14,6 | 25° „ „ „ „ |
| Phil. Houlletianum | 20. IV. | 22. IV. | 13,9 | unverändert horizontal |
| Phil. elegans I. | 20. IV. | 22. IV. | 19,7 | „ „ |
| „ „ II. | 18. IV. | 21. IV. | 53,6 | nach 24 Stunden etwas aufgerichtet, hierauf in die Horizontale zurückgekehrt und in dieser Lage verblieben |

tikale nicht. Diese Wurzeln sind demnach zweifellos positiv geotropisch, doch ist ihr Reaktionsvermögen (oder ihre geotropische Sensibilität?) ein auffallend geringes.

Eine Ausnahme bildeten nur die Nährwurzeln von Phil. Houlletianum und Phil. elegans, welche, wie die vorstehende Tabelle zeigt, im Dunkeln horizontal weiterwachsen[1]). Ob die Wurzeln dieser Arten tätsächlich unter allen Umständen oder nur im Dunkeln ageotropisch sind oder ob ihr Geotropismus periodisch sistiert wird, läßt sich auf Grund der wenigen Versuche nicht entscheiden. Ich halte jedoch die letzte Deutung aus Analogie mit anderen Fällen für wahrscheinlich. Auch die Wurzeln von Phil. Selloum wuchsen bisweilen im Lichte (einmal trotz neuntägiger Versuchsdauer!) horizontal weiter, während sie sich in anderen Fällen deutlich krümmten. Dieselbe Erscheinung habe ich an Tornelia fragrans beobachtet. Im Warmhause des pflanzenphysiologischen Institutes wurde u. a. eine 60 cm lange Wurzel einer Topfpflanze beobachtet, welche unter annähernd gleichbleibenden Bedingungen kultiviert durch 7 Tage bei einem mittleren täglichen Zuwachs von 5,1 mm völlig horizontal weiter wuchs. Erst am 8. Tage zeigte sich eine schwache Krümmung nach unten, welche in den nächsten Tagen zunahm, obgleich der mittlere Zuwachs auf 1,9 mm gesunken

---

1) Die Vegetationsbedingungen der in Blechdosen eingeführten Wurzeln waren zweifellos infolge der großen Luftfeuchtigkeit günstiger als die der frei wachsenden Wurzeln. Die verdunkelten Wurzeln waren daher stets mit einem dichten Pelz von Wurzelhaaren bekleidet.

war. An dem Unterbleiben der Krümmung in der ersten Woche der Beobachtung kann demnach nicht der geringe Zuwachs Schuld getragen haben[1]. Da dieselbe Tornelia-Wurzel später wiederholt neuerlich untersucht und der Regel entsprechend positiv geotropisch befunden wurde, so liegt die Annahme nahe, daß auch bei diesen Wurzeln eine periodische Sistierung des Geotropismus vorkommen kann. Ich halte diese Erklärung um so eher für zutreffend, als junge Wurzeln von Tornelia und anderen Aroideen sich gleichfalls ageotropisch verhalten und lange Zeit geradeaus weiterwachsen, was auch von Tischler bereits angegeben wird.

Das Verhalten der typischen Haftwurzeln entspricht vollkommen den bisherigen Anschauungen. Zahlreiche Versuche wurden namentlich mit Haftwurzeln von Phil. subovatum, tripartitum und Houlletianum angestellt, wobei aber höchstens ganz unbedeutende Lageänderungen um wenige Grade, niemals geotropische Krümmungen wahrgenommen werden konnten; die ihnen ursprünglich erteilte Lage bzw. die anfängliche Wachstumsrichtung wurde vielmehr im Verlaufe des Wachstums ziemlich genau beibehalten. Die typischen Haftwurzeln können daher weder als positiv noch als transversalgeotropisch bezeichnet werden.

Ich komme demnach zu folgenden Ergebnissen:

Die typ. Nährwurzeln der Aroideen sind zweifellos zum großen Teile positiv geotropisch, doch ist ihr Geotropismus in bei weitem geringerem Maße ausgeprägt als bei gewöhnlichen Bodenwurzeln. Manche unter ihnen sind aber auch unter günstigen Umständen wenigstens periodisch ageotropisch.

Die typ. Haftwurzeln sind stets ageotropisch. Dasselbe Verhalten zeigen solche Luftwurzeln von Anthurien und anderen Aroideen, deren Charakter als Nähr- bzw. Haftwurzel (in der Kultur) nicht sicher festzustellen ist.

Bezüglich des Auftretens von Statolithenstärke wurden folgende Arten einer anatomischen Untersuchung unterzogen.

A. Geotropische Wurzeln von

| | |
|---|---|
| Phil. Houlletianum[2] | typische Nährwurzel |
| „ Selloum C. Koch | „ „ |
| „ elegans | „ „ |
| „ acutatum Schott | „ „ |

---

[1] Ein gleichzeitig mit einer annähernd gleich dicken und 50 cm langen Luftwurzel von Pandanus utilis durchgeführter Versuch ließ schon am zweiten Tage eine ausgesprochene positive geotropische Krümmung erkennen, obwohl der mittlere Zuwachs nur 0,83 mm betrug.

[2] Namen bzw. Autoren nach den Etiketten der Schönbrunner Gewächshäuser.

| | |
|---|---|
| Phil. subovatum Schott | typische Nährwurzel |
| „ tripartitum Schott | „ „ |
| Tornelia fragrans Guitier | „ „ |
| Epipremnum mirabile Sch. | „ „ |
| Anthurium elegans Engl. | „ „ |
| „ regale Lind. et Andr. | „ „ |
| „ digitatum Kunth | „ „ |
| „ Appunianum Schott | „ „ |
| „ crassinervum | „ „ |

B. Nicht geotropische oder periodisch ageotropische Wurzeln von

| | |
|---|---|
| Tornelia fragrans Guitier | vom 12. II.—24. II. ohne Krümmung schräg aufwärts wachsend |
| Phil. subovatum Schott | typische Haftwurzeln |
| „ tripartitum Schott | „ „ |
| „ pteropus Mart. | „ „ |
| „ pedatum Kunth | 8,5 cm lange, horiz. wachsende Wurzeln aus dem jüngsten Internodium |
| „ giganteum Schott | ageotropische Haftwurzel |
| „ Houlletianum | nicht geotropisch reagierende Nährwurzel s. pag. 288 |
| „ elegans | „ „ „ „ s. pag. 288 |
| Tornelia fragrans Guitier | „ „ „ Luftwurzel s. pag. 288 |
| „ „ „ | vom 12. II.—24. II. ohne Krümmung schräg aufwärts gewachsen |
| Monstera dimidiata Hort. | vom 12. II.—24. II. ohne Krümmung schräg aufwärts gewachsen (junge 2,5 cm lange Wurzel) |
| Epipremnum mirabile Sch. | Haftwurzel |
| Anthurium subsignatum Schott | ageotropische Luftwurzeln |
| „ fissum C. Koch | „ „ |
| „ leucocarpum Schott | „ „ |
| „ crassinervum | „ „ |
| „ egregium Schott | „ „ |
| „ ovalifolium | „ „ |

Die anatomische Untersuchung der typischen Nährwurzeln auf Statolithen ergab nichts wesentlich Neues. In allen untersuchten Fällen ist wie bekannt eine Columella in der Wurzelhaube deutlich differenziert; vielfach (Phil. elegans, acutatum u. a.) ist sie an einer auf Färbung des Zellsaftes beruhenden Rotfärbung schon makroskopisch deutlich erkennbar. Die Zellen der Columella führen stets deutlich orientierte Stärke. Findet sich Stärke auch außerhalb der Columella im Gewebe der Haube oder der Wurzelzpitze selbst, so besteht sie stets aus auffallend kleinen, nicht orientierten Körnchen.

Interessanter gestaltete sich die Untersuchung solcher Wurzeln, welche nicht geotropisch reagierten. Es wurden Nährwurzeln untersucht, welche im Dunkeln keine Krümmung ausgeführt hatten (vgl.

oben S. 288) sowie junge Wurzeln von Tornelia, welche in diesem Stadium zumeist gleichfalls ageotropisch erscheinen. Die Erwartung, in diesen Fällen keine Statolithenstärke zu finden, wurde jedoch getäuscht; der Statolithenapparat ist hier ebenso schön ausgebildet wie in den geotropisch gut reagierenden Nährwurzeln. Dasselbe gilt für die Luftwurzeln der Anthurien. Auch hier zeigen die nicht geotropischen Wurzeln von Anthurium fissum eine ebenso deutliche Columella wie die geotropisch sensiblen Wurzeln von Anth. elegans u. a.

Anth. crassinervum schien sich zunächst allerdings der Theorie entsprechend zu verhalten; in der Haube fehlten Stärkekörner vollständig. Wie messende Versuche an Wurzeln aus derselben Stammregion ergaben, war in diesen das Längenwachstum bereits erloschen. In allen Wurzeln jüngerer Stammpartien fand sich, sofern sie noch wachstumsfähig waren, Columella und orientierte Stärke in typischer Ausbildung vor. (Die Lage der Wurzeln ist aus der Fig. 2 Taf. IX zu entnehmen.)

Die Untersuchung zweifellos ageotropischer Haftwurzeln ergab ausnahmslos und ebenso typisch wie in den Nährwurzeln das Auftreten einer Columella mit orientierter Stärke. Die Columella ist allerdings in diesen Fällen auf eine kleinere Zahl von Zellen beschränkt als in den Nährwurzeln; bisweilen findet man an medianen Längsschnitten nur eine Gruppe von 5—6 Zellen mit deutlicher Statolithenstärke vor. Diese Tatsache findet jedoch ihre einfache Erklärung in den an und für sich bedeutend geringeren Dimensionen der Haft- im Vergleiche zu den Nährwurzeln. An guten medianen Schnitten durch die Scheitel wachstumsfähiger Wurzeln wird man jedoch den „Statolithenapparat“ niemals vermissen.

Ich finde demnach, daß sowohl Nähr- als Haftwurzeln der Aroideen stets und ganz unabhängig von ihren geotropischen Eigenschaften Statolithenstärke in der wohlausgebildeten Columella der Wurzelhaube führen.

Es fällt freilich nicht schwer, auch diese Fälle mit den Forderungen der Statolithentheorie in Einklang zu bringen; man braucht nur die — allerdings nicht beweisbare — Annahme zu machen, daß in den ageotropischen Wurzeln die geotropische Sensibilität oder Reaktionsfähigkeit erloschen ist, ohne daß der Statolithenapparat rückgebildet worden wäre. Ich fürchte jedoch, durch eine derartige Deutung einer Selbsttäuschung zu unterliegen und begnüge mich mit der bloßen Konstatierung der Tatsache.

Derartige Tatsachen, welche sich zunächst wenigstens mit der Statolithentheorie nicht in Einklang bringen lassen, sind bereits in größerer Zahl bekannt.

Aus eigener Erfahrung kann ich noch die Luftwurzeln von Chlorophytum comosum anführen. Die Versuche wurden in der Weise angestellt, daß mit dem Mutterstocke in Verbindung stehende Blattbüschel in entsprechend große Blechbüchsen mit durchlochtem Deckel eingeführt wurden. Durch Verschließen der Öffnung mit einem dichten Wattebausch wurde eine hinreichender Lichtabschluß erzielt. (Die neu sich entwickelnden Blätter waren völlig etioliert!)

Die Anlagen der Luftwurzeln entwickelten sich unter diesen Verhältnissen sehr rasch. Die von einem dichten Pelz von Wurzelhaaren bedeckten Wurzeln wurden teils in horizontale, teils in schräge Richtungen gebracht. Ich gebe nachstehend eine Versuchsreihe wieder.

I. Wurzel horizontal. Zonenlänge 1 mm.

Zuwachs der Zonen an aufeinanderfolgenden Tagen:

| 13. III. | 14. III. | 15. III. |
|---|---|---|
| 0 | 0,3 | 0,2 |
| 0,4 | 2,7 | 3,1 |
| 1,5 | 0 | 0 |
| 0,2 | | |
| 0 | | |

19. III. Lage seit Versuchsbeginn unverändert. (Vers. photographiert am 17. III., s. Fig. 3 Fig. IX).

II. Wurzel horizontal. Zonenlänge 1 mm.

| 13. III. | 14. III. |
|---|---|
| 0 | 1,1 |
| 1,8 | 2,4 |
| 0 | 0 |

19. III. Lage unverändert horizontal.

III. Wurzel schräg aufwärts. Zonenlänge 1 mm.

| 13. III. | 14. III. | 15. III. |
|---|---|---|
| 0 | 0,7 | 2,3 |
| 1,5 | 2,0 | 1,2 |
| 0,7 | 0 | 0 |
| 0 | | |

19. III. Lage während des ganzen Versuchs unverändert.

Obgleich nach diesen und anderen Versuchen die Luftwurzeln von Chlorophytum als ageotropisch bezeichnet werden müssen, ergab die anatomische Untersuchung das Vorhandensein einer deutlichen Columella mit gut orientierter Stärke.

Ich halte es nicht für überflüssig, noch einige andere hierher gehörige Fälle aus der bereits so reichen Literatur über diesen Gegenstand zusammenzustellen, ohne dabei irgendwie eine Vollständigkeit anzustreben.

Gius, welcher auf Veranlassung Wiesners die positiv geotropischen Perigone von Clivia nobilis untersuchte, fand keine ausgesprochene

Orientierung der Stärke[1]). Wenngleich in einzelnen Zellen eine Tendenz der Stärke zu sinken zu erkennen war, erschien sie doch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nicht orientiert.

Auch Samuels findet in einer Reihe von Fällen keine Übereinstimmung mit den Forderungen der Theorie. So fand er bei einer Form von Amaryllis im Perigon eine ein- bis zweischichtige Stärkescheide mit einseitig gelagerter Stärke, obgleich das Perigon keine geotropischen Eigenschaften zeigte. Die Gegenwart beweglicher Stärke ist hier jedoch nach seiner Meinung „eine günstige Voraussetzung für die Entstehung geotropischer Eigenschaften in der phylogenetischen Entwicklung der betreffenden Pflanzenart“ (l. c. pag. 278) oder es liegt eine Rückbildungserscheinung vor, wobei die Sensibilität erloschen, der Statolithenapparat aber noch erhalten ist. In den anscheinend geotropischen Filamenten von Epilobium angustifolium fanden sich nur kleine und an den Wänden zerstreute Stärkekörnchen vor; in diesem Falle ist also die Krümmung überhaupt nicht geotropischer Natur oder es erfolgt die Geoperzeption auch durch die zerstreut liegenden Körnchen (pag. 280). In den vermutlich nicht geotropischen Perigonblättern von Yucca filamentosa wurde hingegen Statolithenstärke gefunden, doch liegt hier wohl eine „bedeutungslose Erscheinung“ vor. Samuels findet, daß die von ihm mitgeteilten Tatsachen „zugunsten“ der Statolithentheorie sprechen, was nach meinem Dafürhalten für obige Beispiele keineswegs zutrifft; diese Tatsachen widersprechen vielmehr augenscheinlich der Theorie und können nur durch neue Hilfsannahmen mit ihr in Einklang gebracht werden.

Auch die interessanten Untersuchungen Tischlers, welche der Mehrzahl nach tatsächlich zugunsten der Theorie sprechen, halte ich zum Teil für nicht einwandsfrei, zumal infolge der Fülle des behandelten Materials begreiflicherweise Wachstumsmessungen nicht ausgeführt wurden und es daher zweifelhaft bleibt, ob nicht in manchen Fällen das Fehlen von Stärke in ageotropischen Wurzeln darauf zurückzuführen ist, daß das Wachstum bereits erloschen war. Dies scheint mir nicht bloß für die Beobachtungen an Haftwurzeln der Aroideen zuzutreffen, sondern könnte vielleicht auch bei den im Juni untersuchten Kurzwurzeln von Aesculus und den Anschwellungen von Podocarpus und anderen anscheinend ageotropischen Wurzeln der Fall gewesen sein.

---

[1] Dieser Befund blieb bisher unwidersprochen. Wenn Samuels sagt, Gius wäre zu keinem bestimmten Resultate bezüglich der Stärkeverteilung gelangt, so beruht dies auf einer Ungenauigkeit. Gius kam zum bestimmten Resultate, daß die Stärke unbestimmt orientiert ist.

Auch andere Ergebnisse dürften nach meinem Dafürhalten nicht zugunsten der Theorie verwertet werden können, ehe nicht eingehendere experimentelle Untersuchungen vorliegen.

Tischler weist darauf hin, daß die jungen Seitenwurzeln noch keine orientierte Stärke besitzen und dementsprechend ageotropisch sind (z. B. bei Vicia Faba), während sie geotropisch reagieren, sobald die Stärke ihre Statolithenfunktion auszuüben beginnt. Nach Sachs (I, pag. 895 u. Fig. 76) sind aber gerade die jungen Seitenwurzeln, wenn sie die Rindenzellen durchbrechen, also nach Tischler noch keine orientierte Stärke besitzen, stark geotropisch, wovon man sich leicht überzeugen kann. Die nach Dekapitation der Hauptwurzel unter bestimmten Umständen auftretenden Seitenwurzeln, welche bekanntlich eine angenähert vertikale Lage einnehmen, sollen schon von vornherein Statolithenstärke besitzen. Tischler scheint geneigt, daraus die Lage dieser Wurzeln erklären zu wollen, denn er bemerkt, „es ist schwer anzunehmen, daß beides (nämlich „Stimmungswechsel“ und gleichzeitige Ausbildung der Statolithenstärke) nicht in Zusammenhang stehen sollte!“ Durch die vom Anfange an ausgeprägte Statolithenstärke könnte wohl eine Verstärkung oder ein frühzeitiges Eintreten der geotropischen Perzeption und Reaktion erklärt werden; die Änderung des geotropischen Grenzwinkels beruht aber wohl nicht einfach auf einem verstärkten Geotropismus. Wenigstens ist es nicht wahrscheinlich, daß sich diese Wurzeln bezüglich ihres Geotropismus anders als normale Seitenwurzeln verhalten.

Aus diesen wenigen Beispielen geht schon hervor, daß ein wenn auch verhältnismäßig kleiner Teil der bisherigen anatomischen Befunde sich nicht als Stütze der Theorie verwerten läßt, ein anderer der Theorie direkt widerspricht. Diese letzteren Fälle können allerdings durch Hilfshypothesen mit der Theorie in Einklang gebracht werden; es mag auch sein, daß die Deutungen der anscheinend widersprechenden Ergebnisse zutreffend sind; ein Beweis, daß sie zutreffen, wurde nie erbracht und kann auch zumeist nicht erbracht werden. Eine Berechtigung, die den Forderungen der Theorie entsprechenden Fälle als Induktionsbeweise zu ihren Gunsten zu verwerten, die übrigen jedoch durch unbewiesene Annahmen mit ihr in Einklang zu bringen, scheint mir nicht vorzuliegen, solange nicht die Theorie durch anderweitige Untersuchungen eine sicherere Stütze erfahren hat als bisher.

Daß aber die bisher bekannten Tatsachen noch keineswegs ein befriedigendes Urteil erlauben, muß leider zugegeben werden. Bisher pflegten die Schüttelversuche als bester Beweis der Statolithentheorie angesehen zu werden. Der Einwand, daß durch das Schütteln an sich die Sensibilität des Plasmas gesteigert werden könnte, welcher von mir gelegentlich eines Sammelreferates und von Fitting erhoben wurde, ist durch die letzten Versuche Haberlandts (III) widerlegt worden. Doch steht der Verwertung der Schüttelversuche ein anderes Hindernis im Wege. Diese Experimente beweisen höchstens, daß das sensible Plasma den von den Stärkekörnern ausgeübten Stoß perzipiert, daß aber auch der statische Druck dieser Körner perzipiert wird, folgt daraus keineswegs. Wir kennen vielmehr keinen einzigen Fall, in welchen eine Krümmungsreaktion auf der Sensibilität für Stoß- und Druckreiz beruhen würde. Es hat schon Pfeffer gezeigt, daß die auf Stoß- oder Tastreizung reagierenden Pflanzenorgane durch statischen Druck nicht gereizt werden. Will man daher aus dem Ausfall der Schüttelversuche auf die Bedeutung der „drückenden" Stärkekörner schließen, so müßte man zuerst nachweisen, daß das Protoplasma in diesen Fällen entgegen unseren bisherigen Erfahrungen auf Stoß und statischen Druck in gleicher Weise durch eine Bewegung reagiert, will man nicht wieder Gefahr laufen, eine unbewiesene Hypothese in den Gang der Beweisführung einzuschalten.

Auch der in neuester Zeit von Fitting auf Grund seiner Versuche über intermittierende Reizung gegen die Theorie erhobene Einwand scheint mir noch zu Recht zu bestehen. Um diesen Einwand zu entkräften stellt Haberlandt (III) die Hypothese auf, daß sich im sensiblen Plasma schon während des Einsinkens jedes einzelnen Stärkekorns eine Ermüdung einstelle, welche durch den Druck eines folgenden sinkenden Stärkekorns paralysiert wird. Ich glaube nicht, daß diese Hilfshypothese viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, halte sie vielmehr für undenkbar.

Die Ermüdung des Perzeptionsapparates infolge andauernder Reizung spricht sich — um Haberlandts (III, pag. 323) Worte zu gebrauchen — darin aus, „daß bei der Fortdauer einer bestimmten Reizintensität eine Abschwächung oder Abstumpfung der Empfindlichkeit eintritt, die sich in einer Abnahme der Erregungsintensität äußert". Sind nun alle Stärkekörner eines Organs infolge einer Orientierungsänderung desselben umgelagert, was in wenigen Minuten der Fall ist, so müßte sich jetzt eine Ermüdung umsomehr bemerkbar machen, als sie jetzt nicht weiter durch steigenden Druck paralysiert werden kann. Daß dies aber keineswegs der Fall ist, beweisen schon die Versuche Czapeks (I, pag. 187). Ihnen zufolge nimmt die Erregung selbst dann noch beträchtlich zu, wenn die Versuchsobjekte über ihre Reaktionszeit hinaus geotropisch gereizt werden. Erst eine „Reizung über 4 Stunden steigert die Erregung nicht mehr. Auch hier ist die Erregungssteigerung mit zunehmender Reizdauer eine erst langsame, dann immer raschere . . . .“ Eine Steigerung der Erregung mit zunehmender Ermüdung ist aber wohl nicht gut vorstellbar.

Ich verkenne nicht, daß zahlreiche Befunde tatsächlich mit der Theorie in gutem Einklang stehen; es scheint mir jedoch umsomehr Vorsicht in der Fällung eines endgiltigen Urteils am Platze, als man den Vorgang der Geoperzeption ohne wesentlich größere Schwierigkeit auch in anderer Weise, wenngleich weniger sinnfällig, erklären kann.

Der Ausfall der Zentrifugalversuche lehrte, daß die Schwerkraftswirkung auf einer Massenwirkung beruht. Man hat sich infolgedessen an die Vorstellung gewöhnt, daß die Perzeption des Schwerereizes durch einen Druck eines Körpers auf das Plasma vermittelt werden müsse. Diese Vorstellung haben die Statolithentheorien von Loeb, Noll, Haberlandt und Němec gemeinsam.

Ich glaube, daß aber auch die Möglichkeit ins Auge gefaßt werden sollte, daß die Perzeption selbst ohne Statolithen, also ohne Druckvermittler vor sich gehen kann. Denken wir uns ein rechteckiges Netz, aus polyedrischen Maschen bestehend, so werden die Netzmaschen bei entsprechendem Gewichte des Netzes natürlich verschieden deformiert werden, je nachdem dasselbe an seiner Längs- oder an seiner Schmalseite aufgehängt wird. Ist das Gewicht nicht so groß, daß es zu einer sichtbaren Deformation des Netzes kommt, so werden doch die verschiedenen Seiten jeder Masche unter dem Einflusse der Schwerkraft, mithin in Abhängigkeit von der Lage zum Horizonte unter verschiedenen Spannungsverhältnissen stehen. In ähnlicher Weise könnten selbst in einem Plasma, das gar keine spezifisch schwereren oder leichteren Körper enthält, je nach der Lage im Raume unter dem Einflusse der Schwerkraft Spannungsänderungen auftreten, welche durch seine Struktur bedingt sind und zu einer Reizreaktion führen. Eine bestimmte Verteilung dieser Spannungszustände würde natürlich der Ruhelage entsprechen, während eine Änderung derselben als Reiz perzipiert werden könnte. Auf diese Weise könnte eine Perzeption des Schwerereizes auch völlig unabhängig von spezifisch schwereren Körperchen vor sich gehen[1]), sie brauchte nicht einmal in Plasmaansammlungen zum Ausdruck kommen. Ich will keineswegs behaupten, daß diese in aller

---

[1]) Eine ähnliche Vorstellung schwebt wohl auch Fitting vor, wenn er es als fraglich bezeichnet, ob nicht das Plasma durch seine eigene Masse in den Reizzustand versetzt werden könne. l. c. pag. 390.

Kürze angedeutete Vorstellung einen Vorzug vor der Statolithentheorie verdient, glaube aber, daß sie ebensogut wie diese denkmöglich ist, ja manche Tatsachen sogar ungezwungener zu erklären gestattet. Eine Entscheidung der Frage kann aber — und darin stimme ich mit Fitting vollkommen überein — nur das Experiment bringen.

Zum Schlusse erfülle ich nur eine angenehme Pflicht, wenn ich meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. J. Wiesner, für das meinen Untersuchungen stets entgegengebrachte Interesse meinen ergebensten Dank ausspreche.

Wien, im pflanzenphysiol. Institute d. k. k. Universität,
Ende Dezember 1906.

## Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Länge der Wachstumszone typischer Nährwurzeln der Aroideen ist in der Regel — wie bereits Sachs beobachtete — auffallend lang. In den untersuchten Fällen schwankt sie zumeist zwischen 20—50 mm; die Extreme betrugen 90 mm einerseits, 5—10 mm andererseits.
2. Die nach Verletzung einer Nährwurzel auftretenden „Ersatzwurzeln" verhalten sich bezüglich ihres Wachstums wie Nährwurzeln.
3. Die Länge der Wachstumszone typischer Haftwurzeln schwankt zwischen 3—14 mm.
4. Die relative Wachstumsgeschwindigkeit der Nährwurzeln ist durchschnittlich geringer als die der Haftwurzeln (15—35 % gegenüber 40—70 %); beide Wurzelkategorien stehen in dieser Beziehung den Erdwurzeln des Vicia Faba-Typus weit nach.
5. Der tägliche Gesamtzuwachs ist bei Nähr- und Haftwurzeln nicht größer als bei gewöhnlichen Erdwurzeln.
6. Die Zone des stärksten Zuwachses ist sowohl bei Nähr- als auch bei Haftwurzeln nicht sehr ausgeprägt; für die Luftwurzeln ist daher eine im Verhältnis zu Erdwurzeln auffallende Gleichmäßigkeit des Wachstums (eine flache Kurve der Partialzuwächse) charakteristisch.
7. Die typischen Nährwurzeln der Aroideen sind zum großen Teil positiv geotropisch, doch ist ihr Geotropismus nur in geringem Maße ausgeprägt, d. h. sie erreichen aus horizontaler Lage tagelang nicht die Vertikale. Manche Nährwurzeln sind auch unter günstigen äußeren Faktoren gänzlich oder doch periodisch ageotrop.
8. Typische Haftwurzeln sind stets ageotrop. Dasselbe Verhalten zeigen Luftwurzeln von Anthurien und anderen Aroideen, deren Charakter als Nähr- bezw. Haftwurzel nicht sicher festzustellen war.
9. Nähr- und Haftwurzeln der Aroideen führen, so lange sie wachsen, stets und zwar unabhängig von ihren geotropischen Eigenschaften „Statolithenstärke" in der wohlausgebildeten Columella der Wurzelhaube.

## Literatur-Nachweis.

Fr. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. XXXII, H. 2.

H. Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLI, H. 2 u. 3.

L. Gius, Über die Lageverhältnisse der Stärke in den Stärkescheiden der Perigone von Clivia nobilis Lindl. Österr. bot. Ztg. 1905, No. 3.

G. Haberlandt, I. Physiologische Pflanzenanatomie. III. Aufl., Leipzig 1904.

Ders., II. Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. XXXVIII.

Ders., III. Bemerkungen zur Statolithentheorie. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, H. 2.

B. Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Pringsh. Jahrb. 1901, Bd. XXXVI.

W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., Leipzig 1904.

J. Sachs, I. Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeit. d. bot. Inst. zu Würzburg 1873/74, Bd. I, H. 3 u. 4. — Ges. Abhandlungen, Bd. II, Abhandl. XXXI u. XXXII.

Ders., II. Über latente Reizbarkeit. Flora 1893, H. 1. — Physiologische Notizen, herausgeg. von K. Goebel, Marburg 1898, No. 4.

Samuels, Über das Vorkommen von Statolithenstärke in geotropischen Blütenteilen. Österr. bot. Zeitschr. 1905, pag. 273.

A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Botan. Mitteil. a. d. Tropen, H. 2, Jena 1888.

G. Tischler, Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln. Flora 1905, Bd. XCIV, H. 1.

F. A. Went, Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg 1893, Vol. XII.

J. Wiesner, I. Notiz über eine Blüte mit positiv geotropischen Eigenschaften. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1892, Bd. X.

Ders., II. Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wiens, mathem.-naturw. Kl., I. Abteil., Bd. CXI, 1902.

## Figuren-Erklärung.

### Tafel IX.

Fig. 1. Geotropisch gekrümmte Luftwurzel von Tornelia fragrans.

Fig. 2. Luftwurzeln von Anthurium crassinervum; die jüngeren Wurzeln durchwegs ageotropisch; einige ältere Wurzeln sind zu positiv geotropischen Nährwurzeln geworden.

Fig. 3. Ageotropische, im Dunkeln gezogene Luftwurzel von Chlorophytum comosum.

### Tafel X.

Zuwachskurven von
*I.* Philod. Houlletianum (Nährwurzel).
*II.* „ acutatum „
*III.* „ elegans „
*IV.* „ tripartitum „
*1.* Syngonium sp. (Haftwurzel)
*2.* Philod. tripartitum „
*3.* Pothos argyraeus „
*4.* „ celatocaulis „
*a.* Vicia Faba (Hauptwurzel) } nach Sachsschen Messungen.
*b.* „ „ (Nebenwurzel). }

# Zur Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen im Algenthallus.

Von **F. Tobler.**

(Mit 8 Figuren im Texte.)

Wiederholt ist es von Beobachtern notiert worden, daß bei manchen Algen die Verwachsungen im Thallus eine große Häufigkeit haben können. Ich verstehe unter solchen Verwachsungen den Fall, daß entweder Thallusteile ein und desselben Exemplares oder aber auch (seltener) Thallusstücke verschiedener Exemplare an einander anliegend feste Verwachsung zeigen. Daß es sich bei dieser engen Beziehung, wie sie demnach sekundär zwischen Zellen, die entwicklungsgeschichtlich in ferner oder gar keiner Verwandtschaft stehen, hergestellt werden kann, nicht um etwas ernährungsphysiologisch Bedeutsames handelt, erhellt für die Meeresalgen ohne weiteres, wird auch bei ihrer großen Lebens- und Regenerationsfähigkeit nicht etwa dadurch widerlegt, daß bisweilen wohl ein an einem andern angewachsener Thallusteil, an seiner eigenen Basis vom Substrat losgerissen, nur von dem mit ihm verwachsenen andern getragen erscheint.

Daß solche Verwachsungen typisch für den morphologischen Charakter von Formen sein können. das zeigen die Thalli von Microdictyon, Struvea, Halodictyon, Streblonemopsis u. a., von den vor allem die erste durch Bitter entwicklungsgeschichtlich genauer bekannt wurde. Im übrigen aber tritt die Erscheinung, und zwar sowohl bei fädigen Formen (wie den genannten) als auch bei solchen mit ausgeprägt mehrzelligem Achsenquerschnitt und Gewebedifferenzen, doch allgemein nur hie und da auf. Daß viele Exemplare, daß das Material vieler Standorte und mancher Zeiten frei davon erscheint, deutet sicher auf eine Abhängigkeit von äußeren Faktoren.

Aufmerksam wurde ich auf die Neigung zu Verwachsungen zuerst an einfach gebauten Ceramiaceen, die ich (pag. 557) in Kultur (unter ungünstigen auch anderweitig von außergewöhnlichen Wachstumsvorgängen gefolgten Bedingungen) zu einer Art ‚Berindung‘ schreiten sah. Ähnlich andern typisch berindeten Formen entsprangen Fäden aus den Basalzellen der Seitenäste, legten sich zwar nicht wie im Falle regelrechter Berindung zur Verwachsung der Hauptachse an, aber zeigten starke Neigung zu Anheftung an den Seitenästen, Verwachsung untereinander usw. Die Anheftung kann nicht ausschließlich mit der rhizoiden Natur der betreffenden Organe in Zusammenhang gebracht werden, denn ganz ähnliches zeigten gleichzeitig auch die Seitensprosse untereinander. Ja, an gewissen Formen (wie Griffithsia) erwies sich an den jüngeren Astspitzen unter bestimmten Bedingungen die Verwachsung in auffallender Weise häufig.

Da bei den erstgenannten Ceramiaceen alte Exemplare an ihren Basalteilen die gleichen Phänomene öfter erkennen lassen (so auch erwähnt von Nägeli, s. bei mir l. c.), bei den letztgenannten aber das Material verschiedener, offenbar ungünstiger Standorte nach wiederholter Beobachtung gleichfalls mit dem der Kulturen übereinstimmte, so können wir in diesen Fällen (ohne damit viel sagen zu wollen) von einer Erscheinung der Degeneration sprechen.

In weitaus den meisten Fällen erscheint uns aber auch der Vorgang der Verwachsung selbst, insbesondere der Beginn eines Festhaftens zweier Thallusteile aneinander, noch nicht genügend klar. In einigen Fällen kann ich nun die Verwachsung als Fertiges hinreichend analysieren und über das Zustandekommen aus anderen Beobachtungen einigen Aufschluß geben.

Die letzteren Beobachtungen beziehen sich auf die blattartigen Formen wie Sebdenia, Rhodymenia, Chylocladia. Es ist sogar in systematischen Werken hin und wieder der Verwachsungen in den Thallis solcher Formen gedacht worden. (So z. B. für Chylocladia mediterranea bei Hauck p. 154.)

Sollte das Zustandekommen der Verwachsungen studiert werden, so lag es nahe zum Vergleich die obengenannte Erscheinung bei Microdictyon heranzuziehen. Die genannte Alge besitzt bekanntlich einen netzig durchbrochenen, flachen Thallus aus einzelnen verzweigten Zellfäden. Dies Netzwerk entsteht nun dadurch, daß die Fadenspitzen an andern naheliegenden Thallusteilen festwachsen.

Aus den Bitterschen Untersuchungen sei hier zunächst hervorgehoben (pag. 209), daß an einer festhaftenden Fadenspitze rund um sie herum, seitlich von der Anheftungsstelle auffallende Membranverdickungen vorkommen. (Bitter, Fig. 2, Taf. VII.)

Ferner wird bei Bitter (pag. 211) ausführlich die „Anziehung wachsender Spitzen durch benachbarte Thallusteile“ erörtert. Aus der Richtung der sich festsetzenden Spitzen glaubt Bitter mit Sicherheit ihre Anziehung durch andere benachbarte Thallusteile folgern zu können. Etwas seltener als die Attraktion der Spitze nennt der Autor das Entgegenwachsen des anziehenden Teiles durch Ausstülpung. Dieses Phänomen, das er ursächlich scharf von den an älteren Zweigen nahe den Querwänden stattfindenden Ausstülpungen trennt, führt er für beide Teile auf ein chemisches Agens als Reizursache der Attraktion zurück, ohne indes diesen Gedanken über den Grad der Vermutung erheben zu können. Mit Recht weist Bitter an dieser Stelle (pag. 217) auf die Anastomosen (Brefeld u. a.) bei Pilzen hin, wo namentlich viel häufiger der gegenseitige Reiz zwischen der sich nähernden Hyphenspitze und dem Faden, an dem sie sich fortsetzt, sich in Entgegenstülpung anzeigt.

Hieran reihen sich nun äußerst leicht die Fälle an, wo bei Ceramiaceen, deren Thallus ein einfacher Gliederfaden mit Verzweigung war, einzelne Astspitzen Verwachsung mit andern Thallusteilen eingingen. Ich habe auf einige dieser Objekte schon früher kurz hingewiesen (pag. 562). Bei Pleonosporium Borreri z. B. ließen normale Seitensprosse, die sich infolge der starken Hyponastie der Mutterachse zuneigten, Verwachsung erkennen, indem sie mit plattenförmig verbreiterter Spitze ihr oder den Seitensprossen der Nachbarachsen ansaßen (vgl. Fig. 1). Bisweilen war es auch offenbar nicht die Spitze selbst, sondern eine unter ihr unmittelbar seitlich angelegte Hervorstülpung, die die Verbindung herstellte. Hart an der Anheftungsstelle erschien nicht selten die Gallerthülle des angehefteten Gliederfadens ringwulstartig verdickt (vgl. Fig. 2). Endlich aber kam es wiederholt zur Beobachtung, daß die flach dem getroffenen Thallusteile aufsitzende Verbreiterung als Zelle abgegliedert war (vgl. Fig. 3). Da in solchen Fällen die verdickte Stelle der Gallerthülle fehlte, so war es nicht leicht zu sagen, ob die kleine Zelle der getroffenen Achse oder dem sich anheftenden Aste angehörte. Ihre Vorwölbung von der Achse aus spräche in der Figur 3 eher für das erstere.

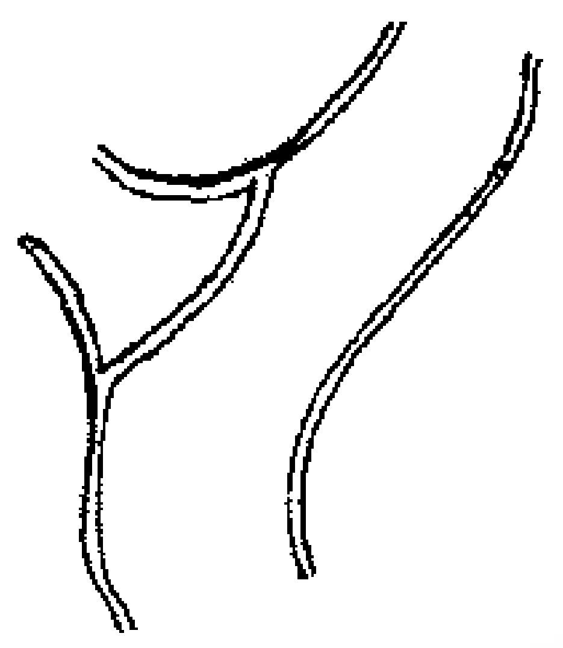


Fig. 1. Pleonosporium Borreri. 200mal vergr. Verwachsung mit plattenförmiger Verbreiterung.

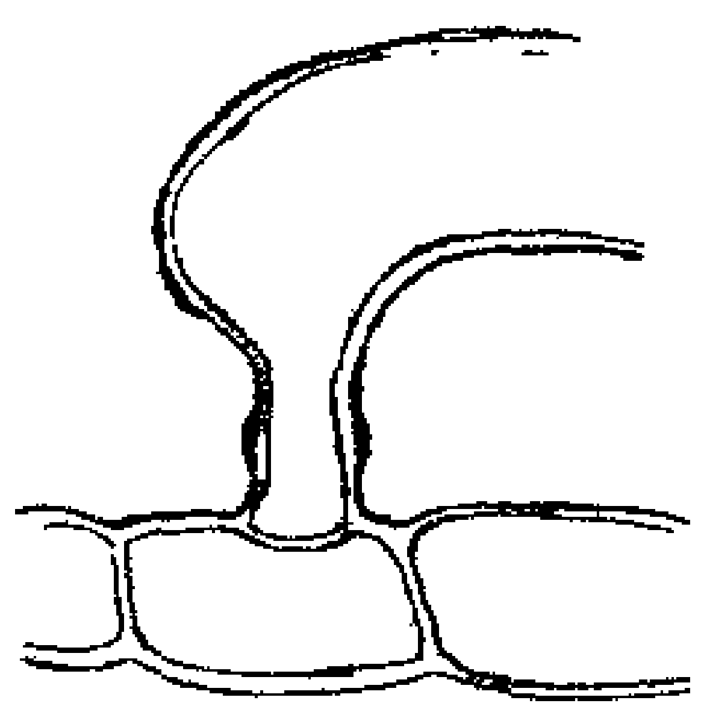


Fig. 2. Pleonosporium Borreri. 200mal vergr. Verwachsung mit Ringwulstverdickung.

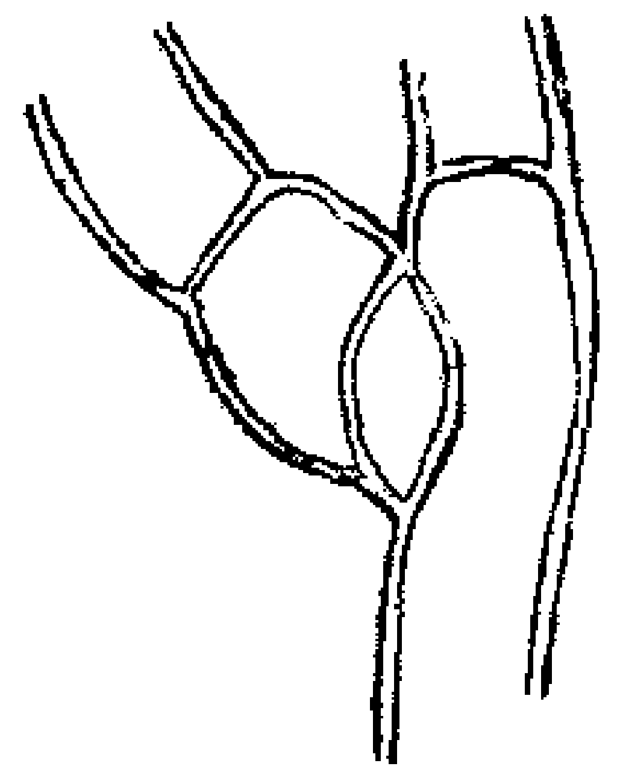


Fig. 3. Pleonosporium Borreri. 200mal vergr. Verwachsung und Anheftungszelle.

Bei der morphologisch von Pleonosporium in den vegetativen Teilen wenig verschiedenen Bornetia läßt sich nun ähnliches wie dort leicht beobachten. Auch hier gibt es Fälle einfachen Anhaftens, auch hier solches mit verbreiterter Basis von seiten des sich ansetzenden Thallusteiles, endlich ebenso wie oben auch Abgliederung einer kleinen Anheftungszelle. Eine Verdickung der Gallerthülle an der Stelle des Konnexes erschien mir hier seltener. Dagegen war in manchen andern

Fällen sowohl von seiten des sich ansetzenden Gliederfadens als auch der oben so genannten Anheftungszelle eine Abrundung gegeneinander deutlich. Diese verlieh der letztgenannten Zelle deutlich den Charakter einer Protuberanz von seiten der Thalluspartie her, an der die Anheftung erfolgen sollte. Eine Verwechslung mit etwa gerade gegenüberstehenden Ästchen der betreffenden Achse war schon durch die Stellung häufig genug ausgeschlossen, da sich solche Verwachsungsstellen und Protuberanzen an oberen wie unteren Zellenden in der Ebene der normalen Verzweigung und aus ihr unter beliebigen Winkeln herausfallend beobachten ließen. Außerdem aber fand ich an anderweitig in ihrer Lage zueinander (sei es durch gemeinsamen Ursprung, sei es bereits durch Verwachsung) fixierten Ästen einander stark genähert Ästchen und Protuberanz, oder auch zwei (ungleich große) Protuberanzen (vgl. Fig. 4). Es kann demnach kein Zweifel sein, daß auch hier Beeinflussung des zur Anheftung ausersehenen Thallusteiles durch den angreifenden erfolgt ist.

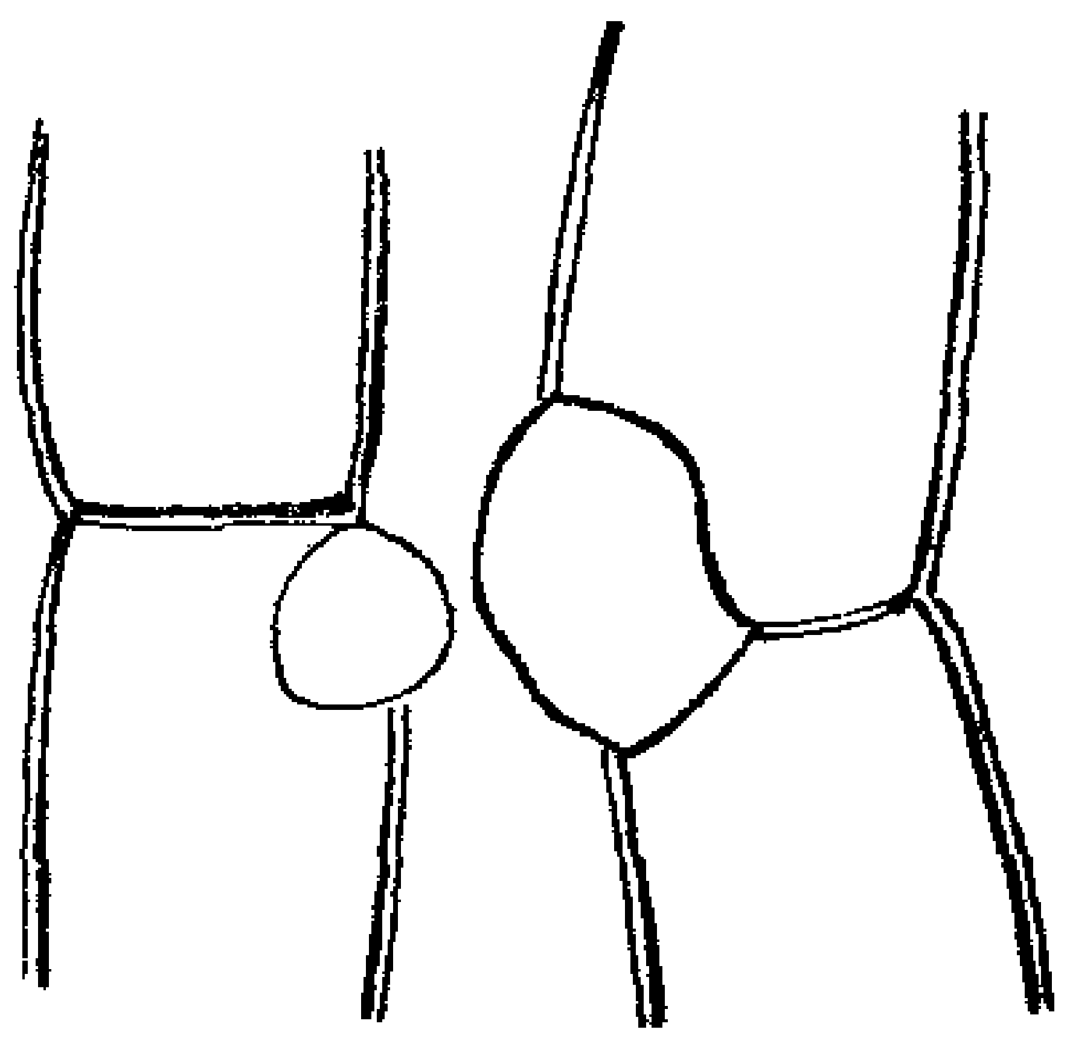


Fig. 4. Bornetia secundiflora. 150 mal vergr. Protuberanzen (die beiden Fäden sind durch ihren gemeinsamen Ursprung in dieser Lage fixiert.)

Erwähnt sei, daß bei Bornetia solche Anheftung eines Ästchens an der über oder unter seiner Ursprungszelle liegenden Zelle der Hauptachse (d. h. also völlig der Schnallenbildung bei Pilzen Analoges) vorkommt.

Bei den bisher betrachteten Objekten, denen ich noch durch einzelne Beispiele entsprechenden Verhaltens belegte andere Ceramiaceen anreihen könnte, blieb der Reiz, der das Wachstum des angegriffenen Thallusstückes beeinflußte, völlig im Dunkeln, höchstens lag es nahe, an die Vermutung Bitters für Microdictyon zu denken.

An dem Material der komplizierter gebauten Formen, die deutlich differente Gewebe zeigen, glaube ich nun dieser Frage wenigstens für eine beschränkte Zahl von Fällen näher treten zu können.

Die Thalli von Chylocladia mediterranea wurden zuerst untersucht, und an den in verschiedenen Richtungen geschnittenen festen Verwachsungsstellen der kräftigeren (älteren) Thalluspartien schien die Frage zunächst relativ einfach sich zu lösen. An den fast kleinen Stielchen vergleichbaren „Brücken" zwischen zwei Lappen war keinerlei Gewebedifferenz zu erkennen. Sie erwiesen sich als bestehend aus im Querschnitt des Stielchens annähernd kreisrunden, in der Richtung senkrecht, dazu aber längsgestreckten Zellen, d. h. etwa von der Form der Rindenzellen der Thalli, nur noch mehr senkrecht zur Oberfläche der Thalluslappen gestreckt. Und in der Tat zeigte die weitere Untersuchung, daß sie diesen durchaus gleichartige Elemente sind, mit andern Worten, daß die beiderseitigen Rindengewebe unter einer senkrecht zur Thallusoberfläche erfolgenden Streckung miteinander verwachsen, sich zuweilen förmlich ineinander zu verschränken scheinen (vgl. Fig. 5). Einzelne Fälle fand ich übrigens, bei denen an sehr starken derartigen „Brücken", wohl auch an den Randpartien aufs neue eine Art Rindenschicht (Zellen mit Längsachse senkrecht zur Oberfläche der Brücke) gebildet worden zu sein schien (vgl. Fig. 5 rechts). Auch dann aber blieben die inneren (zahlreichsten) Zellen der Verbindung in ihrem geringeren Querschnittsumfang (verglichen mit den Mittelzellen des normalen Thallusquerschnittes) als ausgewachsene Epidermiszellen kenntlich, daher ist die ganze zwischen die beiden Lappen eingeschobene Brücke nur als Masse von gestreckten oder ausgewachsenen Epidermiszellen anzusehen.

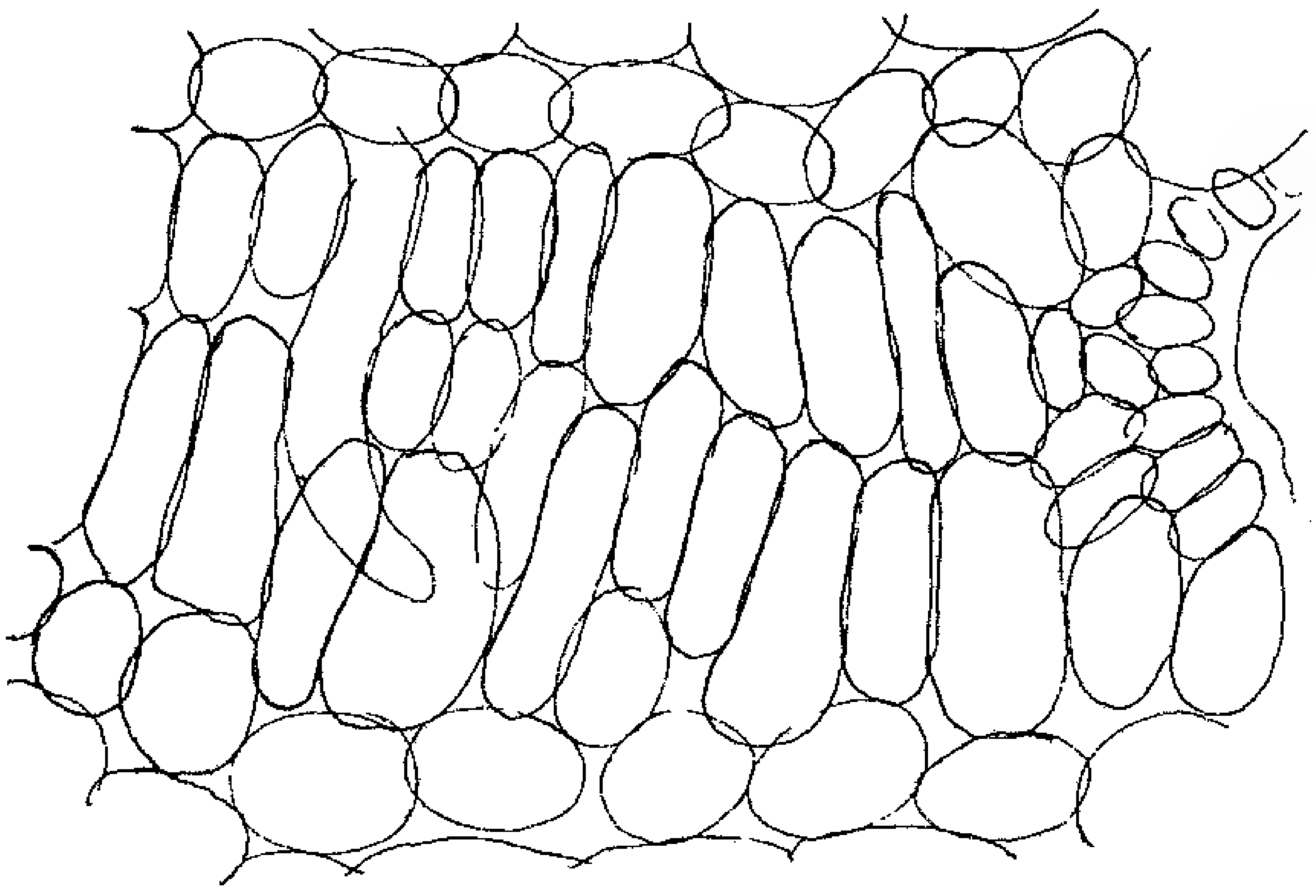


Fig. 5. Chylocladia mediterranea. 250 mal vergr. Verwachsungsstelle, Hälfte eines Schnittes, senkrecht zur Ebene der beiden Thalli.

Es bestand nun natürlich die Aufgabe, festzustellen, wie solche Verwachsung zustande kommt. Darauf hindeuten konnten Experimente oder junge Stadien, die sich am frischen Material fanden.

Versuche, Thalluslappen zusammen zu binden, die ich an der äußerst stark klebrigen Chylocladia mediterranea seinerzeit in Neapel anstellte, sind trotz aller Vorsicht nie geglückt. Es ist begreiflicherweise schwierig die gallertigen Teile ohne sie zu verletzen und für normal bewegtes Wasser (mit Zirkulation etc.) fest genug aneinander zu heften.

Dagegen fand ich an Rhodymenia ligulata deren Thalli sich (vielleicht der Tiefe ihres Vorkommens wegen) durch häufig starke Bedeckung mit Detritusarten auszeichnen, bisweilen geringfügiges Anhaften von Blättern aneinander, die sich bei Präparation der Stelle außerordentlich leicht von einander lösten. Die meisten dieser Punkte weisen dann bei näherer Betrachtung gar keine Verwachsung auf, eine stattgefundene Verletzung, ein Zerreißen einer Verbindung war in vielen

Fällen gar nicht zu konstatieren, nur in einzelnen blieben in der Gallerte wohl Merkmale der Zerreißung sichtbar, die Zellen waren völlig intakt (vergl. Fig. 6). Immer aber stellte sich heraus, daß nur starke Anhäufung von organischen Substanzen (z. T. Kotmassen z. T. ganz kleine Algenreste) zusammengehalten an der gallertigen Oberfläche des Thallus die Verkittung bewerkstelligten. Es lag also der Gedanke nahe, daß hier derartige Verschmutzung das Zusammenhaften von aufeinander gelegenen Thallusteilen begünstigte oder sogar bewerkstelligte. Und in andern Fällen war nun an den beschriebenen Stellen deutlich eine beginnende Wucherung von Epidermiszellen zu beobachten (vergl. Fig. 6). Sowie aber, folgern wir weiter, dieser Vorgang einmal begonnen hat, ist die Ansammlungsmöglichkeit für die Massen der bezeichneten Materie vergrößert und die Befestigung eine engere. Erst später kommt es dann zur Verwachsung und unter Umständen wohl auch zur gelegentlichen Entfernung der in dem Raum zwischen den beiden Thalluslappen angesammelten Substanzen (Eintritt von stärkerer Wasserbewegung u. a.) Der Reiz zum Wachstum und zur Verwachsung würde hiernach also (und man wird zugeben, daß die Verkettung der Befunde wie angegeben viel für sich hat) nicht oder wenigstens nicht ursprünglich ausgehen von einem Thallusteil auf den andern (was immer schwer vorstellbar und auf eine gewisse Entfernung gar undenkbar ist), sondern zur Grundlage mechanische Faktoren hat, die in dem Übereinanderliegen und der Bedeckung durch die Fremdkörper enthalten sind und vielleicht ähnlich wie Verletzung wirken, jedenfalls ja eine Schädigung der betreffenden Partie der Thallusoberfläche bedeuten.

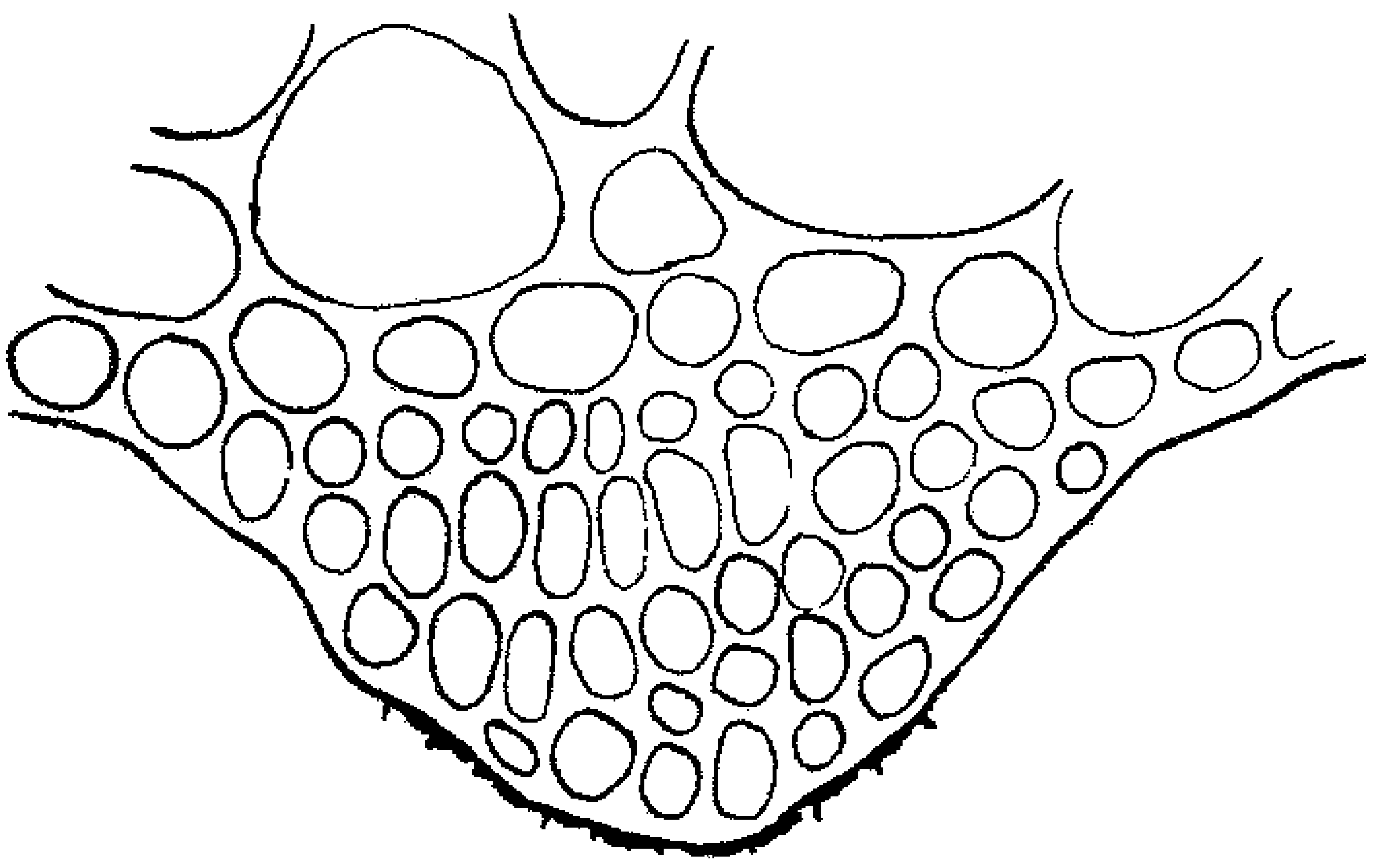


Fig. 6. Rhodymenia ligulata. 190 mal vergr. Beginn einer Verwachsung. Leicht trennbar, stark verschmitzt, ohne Zellverletzung.

Was an denselben Objekten dann die älteren Zustände betrifft, so bieten diese, verglichen mit Chylocladia, nichts prinzipiell neues. Man muß bloß bedenken, daß die Verwachsungen von Thalluslappen bei der dünneren, flexiblen Gestalt derselben in allen Richtungen zu einander erfolgen und daß deshalb selten so klare Bilder auf Schnitten zu finden sind. Wohl ist dies aber der Fall, wo wie in Fig. 7 die Thalluslappen parallel liegen und der eine mit seiner Spitze umbiegend, der Fläche des andern ansitzt. In diesem Bilde sind besonders deutlich die gestreckten Epidermiszellen zu erkennen, die sich sogar von ihren unveränderten Nachbarn scharf abheben, da diese außerhalb des Bereiches der Verwachsung liegen. Treffen dagegen die Thalluslappen schräg aufeinander, da kann man nur auf bestimmten Zonen das gleiche Bild der früheren Epidermiszellen erwarten. In Fig. 8 ist dies auf dem mittleren Teil des Schnittes der Fall. Die Ebenen der beiden Thalli stehen hier eben nicht parallel und auch nicht senkrecht zu einander im Raume.

Bei den letztbehandelten Objekten waren es mehr oder weniger flache Gewebskörper, bei denen somit für die Verwachsung größere Angriffspunkte in allen Fällen gegeben waren. Anders liegt das bei drehrunden Thallis von im übrigen gleichem anatomischen Aufbau, so Chondria (Chondriopsis) ternuissima. Bei dieser fand ich Verwachsungen der stark gebogenen, und fast verknaulten Äste so häufig, daß in unmittelbarer Nachbarschaft bisweilen drei oder vier Verwachsungsstellen zusammen sich vorfanden. Übrigens führt von dieser Art **Hauck** (p. 212) eine forma divergens auf, für die er geradezu angibt: „Thallus rasig, verworren. Zweige stellenweise aneinander gewachsen. Äste und Ästchen meist gespreizt“. An den Verwachsungsstellen von Chondria ist nun der Kontakt ziemlich lose, auf Querschnitten zeigt sich, daß

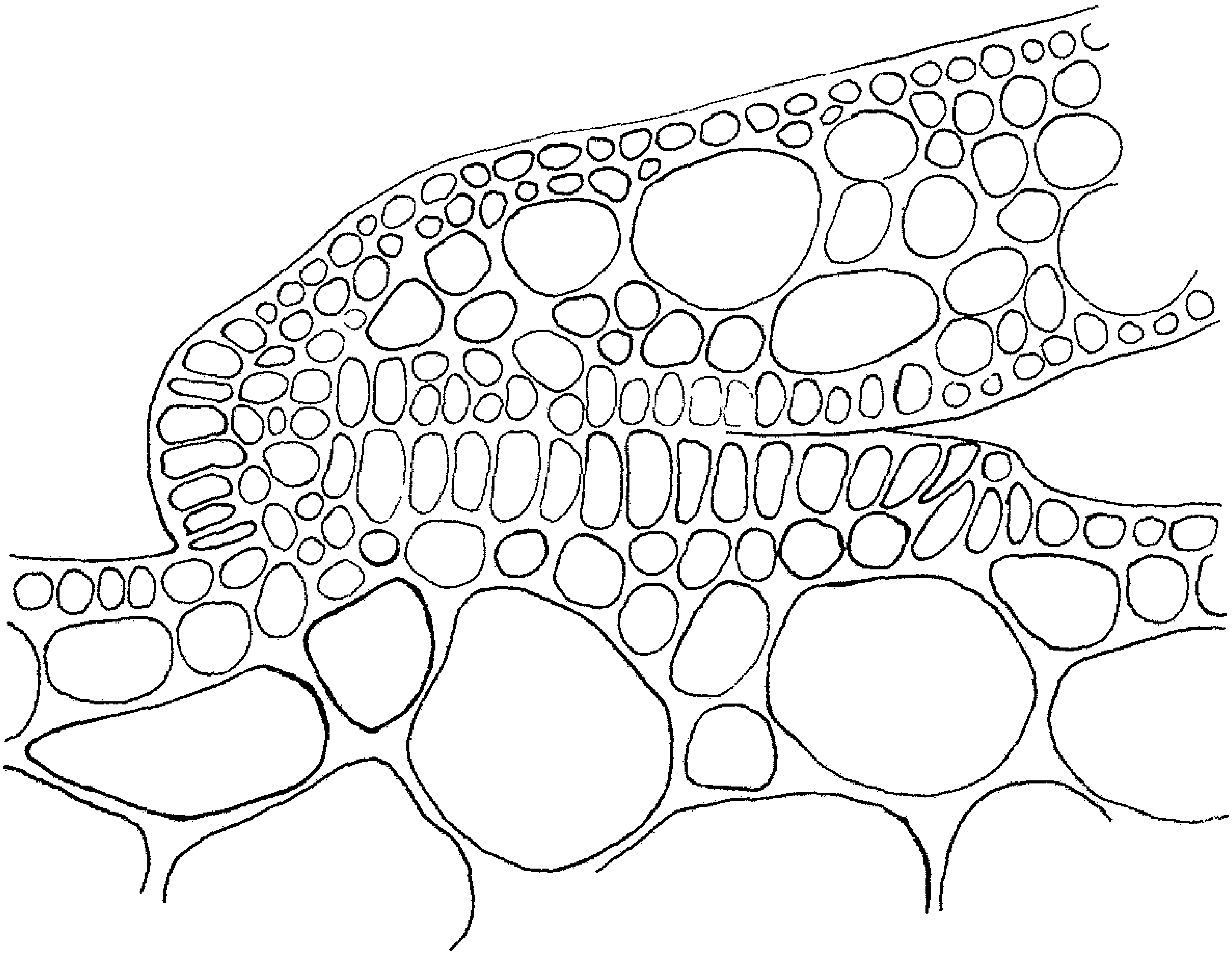


Fig. 7. Rhodymenia ligulata. 190 mal vergr. Rand einer Verwachsungsstelle, Schnitt senkrecht zur Ebene der einander parallelen Thalluslappen.

auch hier (und zwar gleichfalls öfters unter starker Verschmutzung) die Epidermiszellen stark ausgesproßt sind. Sie allein bilden die Verbindung und ihre Streckung, zugleich aber auch die Lockerung des Zusammenhangs der Nachbarzellen ist so ausgesprochen, daß man die Wachstumserscheinung als eine bündelartige Rhizoidenbildung bezeichnen muß. Die Komponenten des Verbindungsstücks sind zu gleichen Teilen von beiden Ästen, die zusammenliegen, geliefert, ineinander verflochten und verbogen. Die dem Rand der Verwachsungsfläche genäherten sind besonders locker, ob sie beträchtlich länger sind. Andererseits entsprechen aber auch hier natürlich die Randstellen zugleich früheren Stadien der Verwachsung.

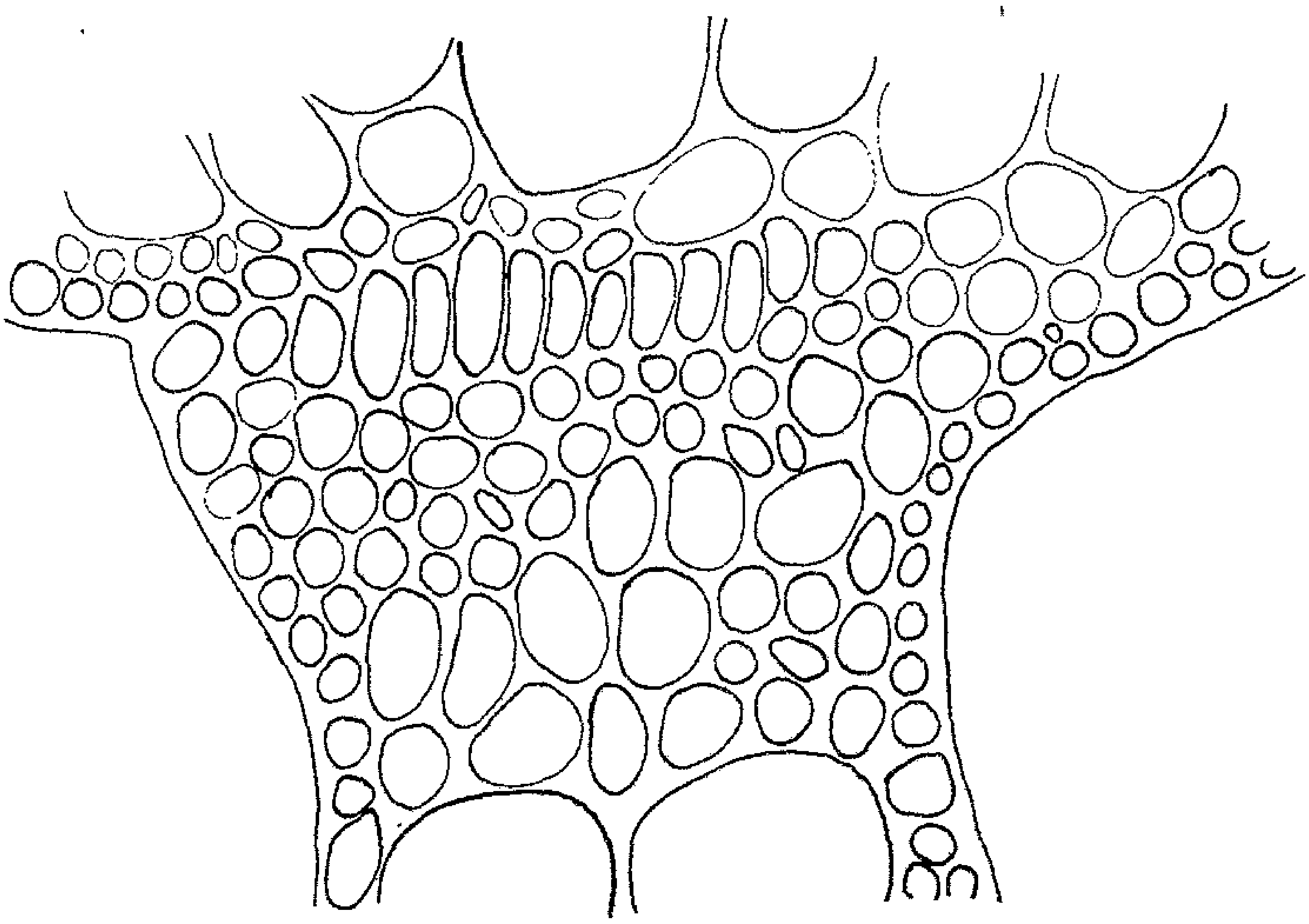


Fig. 8. Rhodymenia ligulata. 190 mal vergr. Mitte einer Verwachsungsstelle. Schnitt in der Längsachse der Brücke zwischen den beiden zu einander schräg gestellten Thalluslappen.

Erwägt man nun die Möglichkeit des Zustandekommens aller Arten von Verwachsungen, so ist selbstverständlich, daß stärkere Wasserbewegung nur in seltenen Fällen eine Verwachsung zulassen wird. In Übereinstimmung damit steht die von Oltmanns (II, 284) gemachte Annahme, daß die Netzform gewisser Algen wie Hydrodictyon, Microdictyon, Halodictyon im wesentlichen auf allseitige Umspülung durch das Medium bei ruhigem Wasser berechnet zu sein scheine. Der genannte Autor weist auch darauf hin, daß diese Formen aus relativ großer Tiefe stammen, also geringer Wasserbewegung ausgesetzt zu sein pflegen. Indem er freilich an andrer Stelle (l. c. 301) auf die Labilität dieses Netztypus hinweist, der unter Umständen (bei Einwirkung von

Licht und Wellen) polsterartig-netzig werden zu können scheint, ententzieht er der obigen Annahme selbst wieder eine Stütze.

Andererseits aber ist für die ersten Zustände der Verwachsungen von Rhodymenia ligulata z. B. notwendig, daß das Wasser wenig bewegt ist, sonst müßte sicher Zerreißung stattfinden, da sie sich beim Anfassen so leicht einstellt (s. o. pag. 304). Und in der Tat gibt Berthold (pag. 527) diese Alge als in „mittleren und großen Tiefen verbreitet“ an. Für Chondria tennissima lautet (pag. 522) die Standortsangabe ebenfalls „in größeren Tiefen“, und für die erwähnte ‚forma divergens‘ berichtet Hauck an der oben zitierten Stelle „im Adriatischen Meere, in Salinengräben frei schwimmend“. Hier handelt es sich offenbar um einen ungewöhnlichen Standort, wo die Pflanze sich in abnormen Bedingungen befand, zu denen vielleicht die wahrscheinlich ganz fehlende Wasserbewegung mitgehörte. Unter solchen Umständen entstand die stark verwachsene Form. Weit sicherer gehen wir in dieser Annahme aber bei Pleonosporium und Bornetia, deren gewöhnlicher Standort keinen derartigen Charakter trägt. Am frischen Material der üblichen Standorte im Neapler Golf ist auch in der Tat dergleichen, wie hier beschrieben, wohl nicht zu beobachten, die gefundenen Verwachsungen datieren aber entweder von den langdauerndenKulturen im Aquarium, bei denen nach öfter von mir ausgesprochener (so pag. 534) Ansicht Mangel der Wasserbewegung die Degenerationserscheinungen mit herbeiführt, oder aus der in ähnlichem Zusammenhang auch wiederholt genannten (ruhigen) Detrituszone des Ufers (pag. 532). Geringe Wasserbewegung führt also in vielen Fällen zu den beschriebenen Verwachsungen.

Das Material der vorliegenden Beobachtungen wurde gesammelt in den Jahren 1902 und 1903 an der Neapler Zoologischen Station, zum größten Teil aber erst in konserviertem Zustande später verarbeitet.

Münster (Westf.), 4. Dezember 1906.

## Zitierte Literatur.

Berthold, Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitteil. d. zool. Station, III, 1882.

Bitter, Zur Morphologie und Physiologie von Microdictyon umbilicatum. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXIV, 1899/1900.

Hauck, Meeresalgen. 2. Aufl., 1885.

Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904/5. 2 Bde.

Tobler, Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXIX, 1903.

# Experimentelle Studie über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen.

Von **Georg Stingl.**

Aus der „Biologischen Versuchsanstalt“ in Wien.

## Einleitung.

Die Untersuchungen, welche dem Wachstum isolierter Embryonen sowie der Feststellung des Abhängigkeitsgrades der Embryonen von den in den Samen aufgespeicherten Reservestoffen und der künstlichen Ernährung von Embryonen galten, ergaben nicht immer übereinstimmende Resultate.

Schon 1754 führte Bonnet[1]) diesbezügliche Versuche mit Keimlingen von Phaseolus multiflorus aus, indem er diese ihrer Kotyledonen beraubte; auf Grund seiner Beobachtungen kam er zu der Behauptung, daß durch eine derartige Operation die Entwicklung der Embryonen unmöglich oder wenigstens sehr geschwächt werde.

Auch Sachs[2]) fand, daß isolierte Embryonen von Phaseolus multiflorus und Zea Mays nach einiger Zeit kümmerlicher Entwicklung zugrunde gingen. Er schloß daraus, daß die junge Pflanze in den anfänglichen Keimungsstadien von den Reservestoffen vollständig abhängig sei und in den späteren derselben zur Kräftigung bedürfe.

Später führte van Tieghem[3]) nach ähnlichen Gesichtspunkten Untersuchungen an Keimlingen von Helianthus annuus, Mirabilis Jalappa und Zea Mays aus. Derselbe studierte sowohl den Abhängigkeitsgrad der einzelnen Embryoorgane voneinander[4]) als auch die Bedeutung der Reservestoffe für die Embryonen[5]). Er setzte Stammgebilde, Wurzeln,

---

[1]) Bonnet K., Recherches sur l'usage de feuilles. Annal. des scienc. nat., Botanique, 1754, pag. 239.

[2]) Sachs J., Physiologische Untersuchung über die Keimung der Schminkbohne (Phaseolus multiflorus). Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien mathem.-naturw. Kl., Bd. XXXVII (1859), pag. 57. — Vergl. auch: Zur Keimungsgeschichte der Gräser. Bot. Ztg., Bd. XX (1862), pag. 148.

[3]) van Tieghem, Recherches physiologiques sur la germination. Annal. des scienc. nat., Botanique, Sér. V, T. XVII, pag. 205. — Vergl. auch: Bot. Ztg., Bd. XXXI (1873), pag. 520.

[4]) Hinsichtlich dieser Frage hatte van Tieghem in Mirbel einen Vorgänger gefunden. Élém. de phys. veg., pag. 71.

[5]) Vergl. hierzu auch: Gris, A., Recherches anatomiques et physiologiques sur la germination. Annal. des scienc. nat., Botanique, Sér. V, T. II (1864), pag. 107.

Kotyledonen voneinander getrennt — und auch isolierte Embryonen normalen Keimungsbedingungen aus; ferner kultivierte er nackte Embryonen mit zerriebenem artgleichen Endosperm, resp. mit Kartoffelstärke oder einem Gemenge von Kartoffelstärke und anorganischen Salzen (Nitraten und Phosphaten), schließlich auch mit Mehl von Polygonum Fagopyrum. Außerdem zog er das Verhalten isolierter Kotyledonen 1) unter geeigneten Wachstumsbedingungen in den Kreis seiner Beobachtungen.

Die isolierten Organe der Keimpflänzchen entwickelten sich zunächst annähernd wie solche in Verbindung gebliebene; endlich aber trat Stillstand und Verfall ein. Auch alle Embryonen wiesen in den ersten Tagen annähernd gleiches Wachstum auf. Bei isolierten Keimlingen kam es zwar zur Entwicklung von Wurzel, Stengel und Kotyledonen, aber nicht zur Entfaltung der Plumula, schließlich gingen sie zugrunde. Dagegen hatten die künstlich ernährten Keimlinge die isolierten nach 12 Tagen erheblich überholt; am meisten waren die mit einem Gemenge von Kartoffelstärke und den genannten Salzen ernährten Embryonen im Wachstum gefördert, wiesen aber doch wiederum nicht die kräftige Entwicklung der aus normalen Samen gezogenen Pflanzen auf. An losgelösten Kotyledonen von Ricinus communis konnte derselbe Forscher Wachstumserscheinungen konstatieren, weshalb nach ihm dem Embryo und dem Kotyledo autonome Tätigkeit zukommt.

Anknüpfend an diese Beobachtungen wollte sich Blociszewsky 2) genau überzeugen, „ob der vom Endosperm entblößte oder seiner Kotyledonen beraubte Embryo imstande wäre, bei günstigen Vegetationsbedingungen sich ähnlich zu entwickeln wie aus normalen Samen gezogene Pflanzen“; hauptsächlich suchte er der Frage näher zu treten, inwieweit der Embryo von den in den Kotyledonen oder im Endosperm aufgespeicherten Reservestoffen abhängig sei. Dieser Experimentator benutzte zu seinen Versuchen Pisum sativum, Brassica napus, Trifolium pratense, Lupinus, Secale, Avena und Zea.

Als Endergebnis seiner Experimente teilt er mit, daß der von den Reservestoffen losgelöste Embryo zu einer Pflanze heranwachsen könne, die sich von der aus ganzen Samen gezogenen nur wenig unterscheide. Anfangs konnte er zwar auch nur eine geringere Entwicklung

---

1) van Tieghem, Compt. rend., T. LXXIV (1877), pag. 578; Annal. sc. nat. (6), T. IV (1876), pag. 180.

2) Blociszewsky Th., Physiologische Untersuchungen über die Keimung und weitere Entwicklung einzelner Samenteile bedecktsamiger Pflanzen. Landw. Jahrb. von Nathusius u. Thiel, Bd. V (1876), pag. 145 ff.

konstatieren; sobald jedoch günstigere Bedingungen geboten wurden, trat normales Wachstum ein. Die Kotyledonen und das Endosperm könnten — behauptet Blociszewsky — bis zu einem gewissen Grade durch sorgfältige Pflege ersetzt werden. Deshalb folgerte er aus den obigen Erscheinungen die Annahme, daß die Reservestoffe des Samens ihre Bedeutung nur in der Kräftigung der Keimpflanze hätten, demnach nur als Schutzmittel zu betrachten wären. Er weist darauf hin, daß schon Darwin[1]) die Vermutung ausgesprochen hat, die in großer Menge aufgespeicherten Reservestoffe verschiedener Samen hätten keinen anderen Zweck als den von ihm bezeichneten.

Dieser Behauptung trat G. Haberlandt[2]), von welchem Versuche mit Keimlingen von Helianthus, Pisum, Secale, Avena und Zea vorliegen, entgegen, indem er — in Übereinstimmung mit Sachs[3]) — für die Reservestoffe eine doppelte Bedeutung in Anspruch nimmt: Der eine Teil sei zur Ausbildung funktionsfähiger Wurzeln und Blattorgane unumgänglich notwendig, der andere Teil fungiere als Schutzmittel.

Außerdem ist diese Abhängigkeit der Embryonen durch Versuche, welche Henry[4]), Richard[5]) und Marek[6]) mit verstümmelten Embryonen ausgeführt haben, dargetan worden, deren Resultate Haberlandt[7]) folgendermaßen zusammenfaßt: „. . . . Verletzungen, welche einen Verlust von Reservenahrung mit sich bringen, wird der Keimling jedenfalls am schwersten verwinden. Bleibt dieselbe aber unangetastet, so gibt es kein Organ, dessen Verlust der Keimling nicht überdauerte."

Hier sei ferner der Versuche Hannigs[8]) Erwähnung getan; diesem ist es gelungen, Embryonen aus unreifen Samen von Raphanus-Arten und Cochlearia danica mit künstlicher Nährlösung zum Wachstum und zwar bis zu keimfähigen Stadien zu bringen.

---

[1]) Darwin Ch., Über die Entstehung der Arten. Deutsche Übersetzung von V. Carus, 6. Aufl. (1876), pag. 98.

[2]) Haberlandt G., Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Eine biologische Studie. Wien 1877, pag. 29.

[3]) l. c. pag. 84.

[4]) Henry, Bot. Ztg. 1836, No. 6 (zit. nach G. Haberlandt).

[5]) Richard A., Pflanzenphysiologie. Nürnberg 1831, pag. 364.

[6]) Marek G., Das Saatgut und dessen Einfluß auf Menge und Güte der Ernte. Wien 1875.

[7]) l. c. pag. 79.

[8]) Hannig E., Zur Physiologie pflanzlicher Embryonen. I. Über die Kultur von Cruciferen-Embryonen außerhalb des Embryosackes. Bot. Ztg., Bd. LXII (1904), pag. 45.

Auch **Brown** und **Morris**[1]) setzten bei ihren Untersuchungen, welche hauptsächlich der Feststellung des chemisch-physiologischen Vorganges der Keimung der Gerste galten, Embryonen verschiedentlich abgeänderten Ernährungsbedingungen aus. Sie suchten Keimlinge mit Rohrzucker, Invertzucker, Dextrose, Maltose, Lävulose, Raffinose, Milchzucker, Galaktose, Glyzerin und Mannit zu kultivieren, indem sie die nackten Embryonen auf mit Nährsubstanz getränkter Glaswolle oder auf fünfprozent. Zuckergelatine zum Wachstum brachten. Hiervon zeigte Rohrzucker den höchsten Nährwert; gar nicht nährten Milchzucker und Mannit, alle anderen Substanzen förderten das Wachstum weniger gut oder nur sehr schwach.

Die genannten Experimentatoren benützten in einem Falle auch das intakte Endosperm selbst als Nährstoffquelle, indem sie den Gerstenembryo auf einem gut passenden Gersten- oder Weizenendosperm zur weiteren Entwicklung brachten. Der Keimling wurde durch das artgleiche Endosperm günstiger beeinflußt als durch das des Weizens. Auch getötete Endosperme fanden sie als Nährmittel verwendbar.

Deshalb gelangten sie zu der Behauptung, daß dem Endosperm keine selbständige Funktion zukomme, dieses also als toter Reservestoffbehälter betrachtet werden müsse und der Embryo in den ersten Entwicklungsstadien demnach kein parasitisches, sondern ein saprophytisches Leben führe.

Allein die schon früher zitierten Beobachtungen **van Tieghems** an den Kotyledonen von Ricinus communis und später ausgeführte Untersuchungen von **Pfeffer**[2]), **Hansteen**[3]), **Linz**[4]), **Grüß**[5]) und **Puriewitsch**[6]) haben diese Schlußfolgerung als eine irrige erwiesen; auch isolierte Reservestoffbehälter entleeren sich bei entsprechender

---

[1]) **Brown** H. T. und **Morris** G. H., Part. I. Researches on the Germination of some of the Gramineae. Journal of the chem. Society, Vol. LVII (1890), pag. 458. — Vergl. auch das deutsche Referat hierüber von A. **Koch** in: Bot. Ztg., Bd. L (1892), pag. 462.

[2]) **Pfeffer** W., Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Sitzungsber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1893, pag. 421.

[3]) **Hansteen** B., Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Flora, Erg.-Bd. 79 (1894), pag. 419.

[4]) **Linz** F., Beiträge zur Physiologie der Keimung von Zea Mays. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX (1869), pag. 267.

[5]) **Grüß** J., Über Ernährungsversuche an isolierten Gerstenembryonen. Wochenschrift „Brauerei“, Bd. XV (1898), pag. 82 u. 269. — Vergl. auch: Derselbe in Landwirtsch. Jahrb., Bd. XXV (1896), pag. 385.

[6]) **Puriewitsch** K., Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI (1898), pag. 1.

Versuchsanstellung. Dieselben stellen demnach lebende Organe dar, deren einzelne Zellen zu selbständiger Tätigkeit befähigt sind.

Die im unversehrten Endosperm sich abspielenden Lebensvorgänge üben auf das Wachstum des Embryo zweifellos einen bestimmenden Einfluß aus, welcher den mit Endospermbrei ernährten abgeht. Bezüglich der auf diese Weise herangezogenen Pflanzen wissen wir übrigens gar nicht, welche Stoffe dem jungen Embryo aus dem Endospermbrei zugute kamen, da ja dieser sicherlich durch die Tätigkeit niederer Organismen, deren Auftreten bei längerer Kultur nicht zu vermeiden ist, chemische Umsetzungen erlitt.

Nachdem im Dunkeln angestellte Vorversuche ergeben hatten, daß exstirpierte Embryonen nicht nur artgleiches, sondern auch artfremdes Endosperm sich dienstbar zu machen vermögen, stellte ich mir die Aufgabe[1]), die Beeinflussung des Wachstums von Embryonen durch Ernährung mit artfremden Endospermen zu studieren. Aus den eben angeführten Gründen arbeitete ich nicht mit Endospermbrei, sondern stets mit Endospermen, welche nur durch Exstirpation des Embryo verletzt worden waren. Auf diese Weise entstand eine nicht allzu große Angriffsfläche für auftretende Bakterien, so daß die Versuchsanstellung den natürlichen Ernährungsverhältnissen am besten angepaßt war.

Als Versuchspflanzen wählte ich unsere gewöhnlichen Getreidearten[2]): Secale cereale (Petkuserroggen, Zuchtstamm G. Loosdorf 1905), Triticum vulgare (Rimpans Bastardweizen, Zuchtstamm G. Loosdorf 1905), Hordeum vulgare (vierzeilige Wintergerste, Zuchtstamm P. Loosdorf 1905) und Avena sativa (Swalöfs Ligowo-Hafer, orig., Erntejahr 1904).

Im ganzen wurden über 1000 Embryonen exstirpiert, deren Verteilung bei den einzelnen Hauptgruppen ersichtlich ist.

Da ich der Überzeugung war, daß nicht allein die verschiedenen Endosperme auf den gleichen Embryo, sondern auch die verschiedenen Embryonen auf das gleiche Endosperm einen verschiedenen Einfluß ausüben, legte ich den vorliegenden Untersuchungen die aus der abwechselnden Anwendung beider sich ergebenden und aus nachstehender Tabelle ersichtlichen Permutationen als Arbeitsplan zugrunde:

---

[1]) Die Anregung hierzu erfolgte durch Herrn Dr. Wilhelm Figdor, Privatdozent an der k. k. Universität u. Leiter der Biologischen Versuchsanstalt in Wien, welchem ich auch an dieser Stelle meinen innigsten Dank entbiete.

[2]) Das Samenmaterial — aus Reinzüchtungen der Gräflich Piatti'schen Gutsverwaltung in Loosdorf (N.-Ö.) stammend — verdanke ich Herrn Hofrat Prof. Dr. Th. R. v. Weinzierl, Direktor der k. k. Samenkontrollstation in Wien.

| Embryonen von | wurden ernährt mit Endosperm von | | | |
|---|---|---|---|---|
| Secale | Secale | Triticum | Hordeum | Avena |
| Triticum | Triticum | Secale | Hordeum | Avena |
| Hordeum | Hordeum | Secale | Triticum | Avena |
| Avena | Avena | Secale | Triticum | Hordeum |

Teils wegen der nicht immer übereinstimmenden Resultate der früher erwähnten Autoren, teils des Vergleiches halber konnte ich mich mit der Darreichung artfremden Endosperms nicht begnügen, sondern mußte auch artgleiches als Nährstoffquelle bieten und die Embryonen sowohl im isolierten Zustande, als auch im Verbande mit dem eigenen Endosperm (als normale Samen) kultivieren.

Wie ich vorgreifend erwähnen will, gelang es mir, Embryonen der oben erwähnten Arten mit artfremden Endospermen zu normal entwickelten fruchtenden Pflanzen heranzuziehen. Ob durch eine derartige Kulturmethode neue Rassen entstehen können, muß ich den speziellen Arbeiten auf dem Gebiete der Pflanzenzüchtung anheimstellen; jedenfalls ist nach meinem Dafürhalten die Möglichkeit einer solchen, nachdem wir wissen, daß die Bildung des Endosperms selbst auf einen Befruchtungsakt zurückzuführen ist, nicht von der Hand zu weisen.

## Versuchsanstellung.

Nach etwa 20—24stündigem Anquellen der Samen in Hochquellenwasser wurden die Embryonen exstirpiert. Zu dieser Operation benutzte ich mit Vorteil eine Pinzette mit abgerundeten, breiten und nicht zu scharfen Enden. Den einen Schenkel des Instrumentes setzte ich — den Samen zwischen Daumen und Zeigefinger haltend — seitlich an der Grenze zwischen Embryo und Endosperm an, ritzte die Testa ein wenig und hob durch einen vorsichtig ausgeführten, gegen die Spitze des Skutellums gerichteten Druck den Embryo auf der einen Seite des Endosperms ab; auf der anderen Seite läßt sich dann der Embryo leicht frei machen. Man muß schräg abwärts drücken, um eine Verletzung des Skutellums zu verhüten. Immerhin darf die besagte Druckrichtung nicht zu sehr nach abwärts gehen, weil sonst Endospermteile mit abgehoben werden; es kann in einem solchen Falle die verdickte Haut, welche — aus der äußersten Schicht des Nucellus hervorgegangen ¹) — das Endosperm gegen den Embryo abgrenzt, ganz oder teilweise an diesem hängen bleiben. Wird diese nicht sehr sorg-

---

1) Vergl. Strasburger E., Das botanische Praktikum. 4. Auflage (1902), pag. 574.

fältig vom Embryo entfernt, so zeigt er ein bedeutend günstigeres Wachstum als im völlig isolierten Zustande. Außerdem kann man bei erst nachfolgender Ablösung und ebenso bei einer der konvexen Innenfläche des Embryo nicht entsprechenden Druckrichtung das Skutellum leicht verletzen, was wiederum bei den folgenden Beobachtungen zu irrigen Schlüssen führen kann.

Die exstirpierten Keimlinge wurden nun teils im völlig isolierten Zustande (Versuchsgruppe A), teils in Kontakt mit artfremdem oder artgleichem Endosperm (Versuchsgruppe B) kultiviert.

Diese Endosperme hatte ich durch Exstirpation des Embryo aus dem Samen erhalten, wobei darauf zu achten war, daß die schon früher erwähnte Grenzschicht zwischen Embryo und Endosperm an letzterem stehen blieb. Auf diese, zuvor mit einem Tropfen Hochquellenwasser benetzte Fläche wurde der Embryo aufgelegt; hierbei mußte besonders beachtet werden, daß die konvexe Fläche des Skutellums der konkaven des Endosperms möglichst innig anlag. In der Absicht, einen innigeren Kontakt zwischen Embryo und Endosperm herzustellen, also die Translokation der ernährenden Substanzen zu fördern, hatte ich bei einem Teil der Versuchsobjekte die Embryonen mittelst Kokonfaden am Endosperm festgebunden und die Kanten der Wundfläche mit kaltflüssigem Baumwachs verstrichen [1], jedoch ohne nennenswerten Erfolg.

Hier sei auch gleich erwähnt, daß ich in einigen Fällen (20) die Versuchsanstellung der Gruppe B insofern modifizierte, als ich isolierte Embryonen, welche nach einiger Zeit kümmerlicher Entwicklung keinen weiteren Zuwachs erkennen ließen, auf artgleiche oder artfremde Endosperme dislozierte. Es trat nun eine Weiterentwicklung ein, die sich in den ersten Tagen ganz besonders bei den Würzelchen äußerte. Durch Schimmelpilze wurde schließlich das weitere Wachstum sistiert.

Die Versuchsobjekte wurden stets in hellen Räumen, und zwar teils in einem nahezu dunstgesättigten Raume allein, teils unter gewöhnlichen Feuchtigkeitsverhältnissen in Sand und in Gartenerde kultiviert. Im ersten Falle verwendete ich kleine, mit Knop'scher Nährlösung gefüllte Glaswannen, über welche 2 cm breite Glasbrücken gelegt waren. Dieselben wurden von ebenso breiten Streifen Filtrierpapier überdeckt, von welchen wiederum andere Streifen in die Nährlösung hinabhingen und für den nötigen Feuchtigkeitsgrad der ersteren sorgten. Die mit den Versuchsobjekten beschickten Wannen wurden sodann in den dunstgesättigten Raum gebracht.

---

[1] Selbst in diesen Fällen, wie auch bei den anderen Versuchsanstellungen konnte in keinem Falle eine Verwachsung zwischen Skutellum und Endosperm konstatiert werden.

Die beiden anderen Versuchsanstellungen führte ich in der Weise aus, daß die Objekte in Sand oder in Gartenerde 0,5—1 cm tief eingesetzt wurden.

Die isolierten Embryonen (Gruppe A) waren bei einer Temperatur von 22—25 ° C gepflegt worden, während die Erdkulturen (Gruppe B) in den ersten Frühlingsmonaten in einem Kalthaus bei 8—10 ° C untergebracht waren; naturgemäß erreichte die Temperatur daselbst in den Sommermonaten annähernd die Außentemperatur.

Als Maß des Wachstums dienten bei den isolierten Embryonen die Länge der Koleoptile, resp. des 1. Blattes und des Würzelchens, bei den mit Endosperm ernährten die Höhe der Pflanzen — vom Boden bis zur Spitze des jüngsten noch im eingerollten Zustande befindlichen Blattes, resp. bis zum Ende des Halmes — und die Länge und Breite der Blattspreiten, welche Maße in gleichen Zeiträumen notiert wurden.

## Versuchsergebnisse.

### A. Isolierte Embryonen.

Bei dieser Gruppe beobachtete ich über 400 Embryonen, welche sich in gleicher Zahl auf die vier genannten Spezies verteilen. Die bei Lichtabschluß kultivierten Objekte wurden nur zum Vergleiche herangezogen. Die Wachstumserscheinungen spielten sich bei diesen etwas rascher ab, während die absolute Größe der Pflänzchen hier wie dort annähernd die gleiche blieb; deshalb sollen im folgenden die Ergebnisse der Lichtkulturen allein zur Darstellung gelangen.

1. Die Secale-Embryonen wiesen im dunstgesättigten Raum nach längstens 24 Stunden eine Entwicklung der Koleoptile und der Radikula auf. Jedoch nach 4 Tagen hatten 10 Proz., nach 8 Tagen 60 Proz., nach längstens 12 Tagen alle Objekte das Wachstum eingestellt. Die Koleoptile, resp. das erste Blatt zeigte gegenüber der Radikula ein relativ günstigeres Wachstum, auch hatten die Würzelchen nach längstens 7 Tagen keinen weiteren Zuwachs erfahren. Von den Koleoptilen erreichten 54 Proz. 7—12 mm, 35 Proz. 4—6 mm und 11 Proz. 2—3 mm Länge, während die Würzelchenlängen bei 66 Proz. 3—4 mm, bei 32 Proz. 2—3 mm und bei 2 Proz. 6 mm betrugen. 20 Proz. hatten die Koleoptile nach 8 Tagen, 52 Proz. nach 10 Tagen durchbrochen; bei allen anderen unterblieb das Hervortreten des ersten Blattes.

Die in Sand und Erde gebetteten Embryonen ließen ausnahmslos ungünstigeres Wachstum erkennen. Von diesen kamen überhaupt nur

70 Proz. zur Entwicklung, 6 Proz. hatten Koleoptilen von 6 mm und Würzelchen von 5 mm Länge; alle anderen wiesen viel ungünstigere Größenverhältnisse auf. Nach 5—6 Tagen erfolgte kein weiterer Zuwachs.

II. Die Triticum-Embryonen keimten im dunstgesättigten Raume ebenfalls ausnahmslos, zeigten aber anfangs eine etwas geringere Keimungsenergie als die vorigen; nach 24 Stunden war erst bei 70 Proz. merkbares Wachstum zu konstatieren. Es hatten nach 4 Tagen 8 Proz., nach 8 Tagen 58 Proz., nach 12 Tagen 90 Proz. und nach längstens 14 Tagen alle Embryonen die weitere Entwicklung sistiert. Die Koleoptilenlängen betrugen bei 60 Proz. 8—11 mm, bei 25 Proz. 5—7 mm, bei 15 Proz. 2—3 mm. Die Würzelchen hatten auch bei diesen Keimlingen eine geringere Förderung erfahren als die Koleoptilen; die letzteren erreichten bei 50 Proz. 3—4 mm, bei 48 Proz. 2—3 mm, bei 2 Proz. 6 mm. Nach längstens 8 Tagen war kein weiterer Zuwachs festzustellen. Das 1. Blatt war bei 20 Proz. nach 10 Tagen, bei 40 Proz. nach 12 Tagen und bei 60 Proz. nach 14 Tagen aus der Koleoptile hervorgetreten.

Bei dieser Gruppe hielt also das Wachstum der Koleoptilen und der Würzelchen etwas länger an als bei der vorigen.

Die in Sand und Erde kultivierten Triticum-Embryonen hatten dagegen eine viel auffallendere Retardation der Entwicklung erfahren als die Secale-Keimlinge. Es konnte überhaupt nur bei 40 Proz. ein deutlich beginnendes Wachstum konstatiert werden; von diesen besaßen 35 Proz. Koleoptilen von 3 mm, 5 Proz. von 4 mm Länge. Die Würzelchen durchschnittlich eine solche von 3 mm. Nach 4—5 Tagen war Stillstand in der Weiterentwicklung eingetreten.

III. Die Hordeum-Embryonen ließen im dunstgesättigten Raume zwar auch alle beginnende Entwicklung erkennen, blieben aber im weiteren Verlaufe hinter denen der früher genannten Spezies zurück; es war nach 24 Stunden bei 90 Proz. Keimung bemerkbar. Nach 4 Tagen hatten 60 Proz., nach längstens 7 Tagen alle Objekte das Wachstum eingestellt. Die Koleoptilenlänge betrug bei 20 Proz. 3 mm, bei 10 Proz. 4 mm, bei 30 Proz. 5 mm, bei 20 Proz. 6 mm. bei 20 Proz. 7 mm. Die Würzelchen wiesen bei 80 Proz. nach 5 Tagen, bei 20 Proz. nach 7 Tagen keinen weiteren Zuwachs auf und hatten durchschnittlich 4 mm Länge erreicht. Nur bei 2 Exemplaren habe ich Längen von 11 und 7 mm beobachtet.

Bei keinem Keimling trat das 1. Blatt aus der Koleoptile hervor.

Von den in Sand und Erde gepflegten Embryonen gelangten bloß 20 Proz. zu einer merkbaren Entwicklung, in welcher aber schon nach 4 Tagen Stillstand eintrat. Die Koleoptile war durchschnittlich 3 mm, das Würzelchen 2 mm lang.

IV. Die Avena-Embryonen[1]) zeigten im dunstgesättigten Raume die ungünstigsten Wachstumsresultate. Nach den ersten 3 Tagen konnte ich keine und auch dann nur bei 15 Proz. eine merkliche Entwicklung feststellen, die schließlich nach längstens 14 Tagen keine Fortsetzung fand. Die Koleoptilenlänge war durchschnittlich 9—11 mm, die der Würzelchen 1—2 mm. Das 1. Blatt war bei allen zum Wachstum gelangten längstens nach 12 Tagen aus der Koleoptile hervorgetreten.

Die in Sand und Erde kultivierten Keimlinge wiesen ebenfalls ungünstiges Wachstum auf; nur 13 Proz. brachten es in der gleichen Zeit zu einer merkbaren Entwicklung. Die längste Koleoptile maß 10 mm, das längste Würzelchen 5 mm; letzteres zeigte demnach im Vergleiche zu den im dunstgesättigten Raum kultivierten Objekten eine günstigere Förderung. Im allgemeinen stellten aber die in Erde gezogenen Keimlinge das Wachstum früher ein.

Ein Überblick der ganzen Versuchsgruppe A ergibt, daß kein isolierter Embryo irgend einer Spezies zu einer Pflanze herangewachsen war, welche den aus normalen Samen gezogenen oder (wie wir noch sehen werden) den durch Ernährung mit artgleichem oder artfremdem Endosperm erzielten Individuen gleichgekommen wäre. Die Secale-, Triticum- und Hordeum-Embryonen keimten durchwegs, von den Avena-Embryonen nur 15 Proz. Während der ersten 2—3 Tage konnte ich im allgemeinen eine relativ günstige Entwicklung konstatieren; während der folgenden 5—6 Tage trat jedoch bei den meisten Keimlingen Retardation und Stillstand im Wachstum und schließlich (nach etwa 14 Tagen) Verfall ein, da keine funktionsfähigen Wurzeln und Blätter entwickelt waren. Die geringste Ausbildung konnte ich an Hordeum-Embryonen beobachten. Das 1. Blatt trat aus der Koleoptile gar nicht hervor; bei denselben wurde auch das Wachstum zuerst sistiert. Die Avena-Embryonen wiesen zwar relativ gut entwickelte Koleoptilen auf, die Würzelchen ließen aber unter allen Embryonen die geringste Förderung erkennen. Bei den Secale- und Triticum-Keimlingen waren im allgemeinen keine auffallenden Unterschiede in der Entwicklung bemerkbar.

---

[1]) Das Keimprozent der normalen Samen betrug bei der angeführten Versuchsanstellung 30 Proz.

## B. Embryonen mit Endosperm ernährt.

Die Gesamtzahl der Versuchsobjekte betrug 800, wovon auf Secale 40 Proz., auf Triticum, Hordeum und Avena je 20 Proz. entfielen.

Die im dunstgesättigten Raum kultivierten Ernährungsgruppen wiesen in den ersten Entwicklungsstadien zwar günstigere Größenverhältnisse, jedoch die gleichen Wachstumserscheinungen auf, wie sie bei den Erdkulturen nachfolgend beschrieben werden; durch Schimmelpilze gingen die Kulturen bald zugrunde.

Die Sandkulturen zeitigten sehr ungünstige und ungleichmäßige Resultate. Es war festzustellen, daß in den meisten Fällen zwischen Embryo und Endosperm Sandpartikelchen massenhaft eingedrungen waren, wodurch der Kontakt zwischen beiden aufgehoben und die Ernährung somit teilweise unterbunden war.

### I. Secale-Embryonen mit Secale-Endosperm ernährt.

Alle Embryonen gelangten zur Keimung.

Die Koleoptile war bei 50 Proz. nach 3 Tagen,
„ 90 „ „ 4 „
„ 100 „ „ 5 „ über der Erde bemerkbar.

Das 1. Blatt trat bei 30 Proz. nach 8 Tagen,
„ 100 „ „ 9 „ aus der Keleoptile hervor.

Die Anthokyanfärbung der Keleoptile während der ersten Entwicklungsstadien war bei 20 Proz. wie bei normalen Pflanzen, bei 50 Proz. bedeutend schwächer, bei 30 Proz. dagegen kaum bemerkbar.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 8,6 cm,
Länge der ersten Blattspreite 6,6 „
Breite „ „ „ 5 mm;

bei 50 Proz. war auch das 2. Blatt etwa bis zur halben Länge des ersten entwickelt. 20 Proz. der Versuchsobjekte waren inzwischen zugrunde gegangen.

Nach 34 Tagen war bei allen Pflänzchen das 2. Blatt, bei 50 Proz. auch das 3. Blatt zur Ausbildung gelangt; die aus normalen Samen gezüchteten Pflanzen hatten aber bereits alle das 3. Blatt produziert, waren höher und kräftiger.

Nach $4^{1}/_{2}$ Monaten: Höhe der Pflanzen 100 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 40 „
Breite „ „ „ „ 1,2 „ ;
die aus normalen Samen kultivierten Objekte waren nahezu eingeholt, die anderen Endospermkulturen standen dagegen zurück.

Die Ähren waren 3—4 Tage später als bei der normalen Versuchsgruppe zum Vorschein gekommen und blühten 2—3 Tage später als diese.

### II. Secale-Embryonen mit Triticum-Endosperm ernährt.

Auch bei dieser Versuchsreihe entwickelten sich anfangs alle Embryonen.

Die Koleoptile war bei 60 Proz. nach 4 Tagen,
„ 100 „ „ 6 „
über der Erde bemerkbar.

Das 1. Blatt trat bei 50 Proz. nach 8 Tagen,
„ 100 „ „ 10 „
aus der Koleoptile hervor.

Die Anthokyanfärbung der Koleoptile zeigten 30 Proz. sehr schwach, bei den anderen Objekten war davon überhaupt nichts sichtbar.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 8,2 cm,
Länge der ersten Blattspreite 6,1 „
Breite „ „ „ 4,5 mm;
bei 60 Proz. war auch das 2. Blatt, jedoch merklich geringer als bei der Versuchsgruppe I entwickelt. 30 Proz. der Versuchsobjekte waren inzwischen verwelkt. Nach 34 Tagen wiesen alle Pflänzchen das 2. Blatt, 50 Proz. auch ein 3. Blatt auf; das letztere war jedoch im Vergleiche zu der vorigen Versuchsreihe weniger gut entwickelt.

Nach $4^{1}/_{2}$ Monaten: Höhe der Pflanzen 80 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 33 „
Breite „ „ „ „ 1,2 „ .

Die Individuen dieser Gruppe waren demnach von geringerer Größe als die normalen Pflanzen und die der Secale-Endospermkulturen, dagegen günstiger entwickelt als die Hordeum- und Avena-Endospermkulturen.

Die Ähren wurden 3—4 Tage später sichtbar als bei der Versuchsreihe I und blühten dementsprechend einige Tage später.

### III. Secale-Embryonen mit Hordeum-Endosperm ernährt.

Alle Embryonen kamen in der ersten Zeit zur Entwicklung.

Die Koleoptile war bei 30 Proz. nach 3 Tagen,
„ 60 „ „ 4 „
„ 100 „ „ 6 „
über der Erde bemerkbar.

Das 1. Blatt trat bei 60 Proz. nach 8 Tagen,
„ 100 „ „ 10 „
aus der Koleoptile hervor.

Die Anthokyanfärbung der Koleoptile war bei 20 Proz. und zwar schwächer als bei der Versuchsreihe I zu bemerken.

Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 7,2 cm,
Länge der ersten Blattspreite 5,7 „
Breite „ „ „ 4 mm;
bei 80 Proz. war auch ein 2. Blatt vorhanden, jedoch bedeutend weniger als bei den vorigen Gruppen (I und II) entwickelt. 20 Proz. der Pflänzchen waren verwelkt. Nach 34 Tagen hatten alle Objekte das 2. Blatt und 50 Proz. ein 3. Blatt entwickelt; beide zeigten jedoch geringeres Wachstum als bei den anderen Versuchsreihen (I und II).

Nach $4^1/_2$ Monaten: Höhe der Pflanzen 74 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 30 „
Breite „ „ „ „ 1 „.

In dieser Gruppe war die Entwicklung der Pflanzen gegenüber denen der Secale- und Triticum-Endospermkulturen zurückgeblieben, jedoch günstiger als bei den Avena-Endospermkulturen.

Die Ähren waren einige Tage später als bei der Versuchsreihe II bemerkbar, ebenso das Blühen.

### IV. Secale-Embryonen mit Avena-Endosperm ernährt.

Kein Embryo blieb anfangs ohne merkbares Wachstum.

Die Koleoptile war bei 60 Proz. nach 4 Tagen,
„ 100 „ „ 6 „ über der Erde
wahrzunehmen. Schon in diesen Entwicklungsstadien waren die Pflänzchen hinter jenen der anderen Versuchsgruppen zurückgeblieben, sie hatten kaum die halbe Größe jener erreicht. Während der folgenden 8 Tage gingen 60 Proz., innerhalb weiterer 4 Tage noch 20 Proz. zugrunde; die übrigen 20 Proz. wiesen eine äußerst kümmerliche Entwicklung auf.

Die Anthokyanfärbung der Koleoptile konnte ich bei einzelnen Exemplaren (3) sehr schwach, bei den anderen überhaupt nicht wahrnehmen.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 2,5 cm,
Länge der 1. Blattspreite 1,5 „
Breite „ 1. „ 2 mm;

während der nächsten 4 Tage verwelkten auch diese bis auf ein Exemplar, welches sich im weiteren Verlaufe jedoch relativ gut erholte.

Nach 34 Tagen war das 3. Blatt erst unbedeutend entwickelt.

Nach $4^1/_2$ Monaten: Höhe der Pflanzen 60 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 18 „
Breite „ „ „ „ 0,8 „.

Bei dieser Gruppe war demnach das ungünstigste Wachstum zu konstatieren.

Die Ähren waren 14 Tage später als bei den normalen Pflanzen sichtbar und dementsprechend erfolgte auch das Blühen.

Überblick von I—IV. Während der ersten Tage war in der Entwicklung der aus künstlich ernährten Embryonen gezogenen Pflanzen im Vergleich zu den aus normalen Samen kultivierten kein besonders auffallender Unterschied bemerkbar. Nach 8 Tagen hatten jedoch die letzteren die ersteren überholt und auch nach 20 Tagen waren die Maße für die Höhe der Pflänzchen, Länge und Breite der Blattspreite viel günstigere. Nach $4^1/_2$ Monaten hatten sich jedoch die künstlich ernährten zusehends gekräftigt. Die mit Secale-Endosperm kultivierten Embryonen waren zu nahezu normal entwickelten Pflanzen herangewachsen, während Triticum- und Hordeum-Endosperm minder kräftig entwickelte Objekte lieferten; die ungünstigsten Wachstumsresultate ergab die Ernährung mit Avena-Endosperm. Die Ähren waren bei den aus normalen Samen gezogenen Pflanzen 3 bis 4 Tage früher zum Vorschein gekommen als bei den Secale-Endosperm-Kulturen; ihnen folgten der Reihe nach die Triticum-, Hordeum- und Avena-Endosperm-Gruppen. In annähernd gleicher Reihenfolge erfolgte das Blühen.

Die charakteristische Anthokyanfärbung, welche die normalen Secale-Keimpflanzen in den ersten Entwicklungsstadien stets aufwiesen, konnte an den unter gleichen Wachstumsbedingungen gehaltenen isolierten Embryonen und Endosperm-Kulturen nur zum Teil konstatiert werden. Inwieweit dieses Verhalten als Folgeerscheinung der durch die Exstirpation stattgefundenen Verwundung zu betrachten oder auf Ernährungseinflüsse zurückzuführen ist, muß dahingestellt bleiben.

### V. Triticum-Embryonen mit Triticum-Endosperm ernährt.

Alle Embryonen gelangten anfangs zur Entwicklung.

Die Koleoptile war bei 10 Proz. nach 3 Tagen,
„ 60 „ „ 5 „
„ 80 „ „ 6 „
„ 100 „ „ 8 „
über der Erde sichtbar.

Das 1. Blatt durchbrach bei 60 Proz. nach 8 Tagen,
„ 100 „ „ 10 „
die Koleoptile.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 8 cm,
Länge der ersten Blattspreite 7 „
Breite „ „ „ 3 mm;
bei 40 Proz. war das 2. Blatt in Entwicklung begriffen, jedoch noch nicht entfaltet. 10 Proz. der Versuchspflänzchen waren verwelkt.

Nach 34 Tagen war das 2. Blatt bei allen Objekten entfaltet, ein 3. jedoch noch nicht produziert, während letzteres bei den normalen Pflanzen schon 10 Tage früher zum Vorschein gekommen war.

Nach $4^1/_2$ Monaten: Höhe der Pflanzen 82 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 42 „
Breite „ „ „ „ 1,2 „ .

Die Ähren traten 11 Tage später als bei den normalen Pflanzen und den Secale-, 3 Tage später als bei den Hordeum-Endosperm-Kulturen hervor. Die Pflanzen dieser Versuchsgruppe waren in Bezug auf Höhe und Stärke des Halmes, Länge und Breite der Blätter nicht nur hinter den normalen, sondern auch hinter den Secale-Endosperm-Kulturen zurückgeblieben.

### VI. Triticum-Embryonen mit Secale-Endosperm ernährt.

Kein Embryo blieb ohne beginnende Entwicklung.

Die Koleoptile war bei 40 Proz. nach 7 Tagen,
„ 80 „ „ 8 „
„ 100 „ „ 9 „
über der Erde bemerkbar.

Das 1. Blatt trat bei 70 Proz. nach 10 Tagen,
100 „ „ 14 „
aus der Koleoptile hervor.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 6 cm,
Länge der ersten Blattspreite 5 „
Breite „ „ „ 3 mm;
kein Pflänzchen hatte das 2. Blatt entwickelt, 20 Proz. waren zugrunde gegangen.

Nach 34 Tagen hatten alle das 2. Blatt produziert, dasselbe war auch länger und breiter als das der vorigen Versuchsreihe (V); ein 3. Blatt war noch nicht vorhanden. Dasselbe erschien dann 8 Tage später als bei den normalen Pflanzen.

Nach $4^1/_2$ Monaten: Höhe der Pflanzen 87 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 44 „
Breite „ „ „ „ 1,2 „ .

Die Ähren kamen zur gleichen Zeit wie bei den normalen Pflanzen, dementsprechend trat auch das Blühen ein. Die Pflanzen dieser Versuchsreihe zeigten — von den normalen Pflanzen abgesehen — die günstigsten Wachstumsresultate.

## VII. Triticum-Embryonen mit Hordeum-Endosperm ernährt.

Alle Embryonen gelangten zur Keimung.

Die Koleoptile war bei 10 Proz. nach 3 Tagen,
„ 40 „ „ 6 „
„ 80 „ „ 7 „
„ 100 „ „ 8 „
über der Erde sichtbar.

Das 1. Blatt hatte bei 70 Proz. nach 10 Tagen,
„ 100 „ „ 15 „
die Koleoptile durchbrochen.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 4,9 cm,
Länge der ersten Blattspreite 3,9 „
Breite „ „ „ 3 mm;
bei keinem Pflänzchen war ein 2. Blatt zu bemerken, 20 Proz. der Versuchsobjekte waren verwelkt.

Nach 34 Tagen war bei allen Pflänzchen das 2. Blatt entwickelt, jedoch kein drittes; das erstere war aber kürzer und schmäler als bei den vorigen Versuchsreihen.

Nach $4^{1}/_{2}$ Monaten: Höhe der Pflanzen 58 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 32 „
Breite „ „ „ „ 7 mm.

Die Ähren wurden 8 Tage später als bei den normalen Pflanzen und denen der Secale-Endosperm-, aber einige Tage früher als bei den Triticum-Endosperm-Kulturen sichtbar. Wenn man von dem etwas eher erfolgten Durchbruch der Ähren absieht, stellten diese Hordeum-Endosperm-Kulturen die am schwächsten entwickelten Pflanzen von V, VI und VII dar.

VIII. Triticum-Embryonen mit Avena-Endosperm ernährt.

Hier gelangten nur 60 Proz. zur Keimung.

Die Koleoptile war bei 20 Proz. nach 6 Tagen,
„ 40 „ „ 10 „
„ 60 „ „ 12 „
über der Erde bemerkbar.

Das 1. Blatt trat nach 15 Tagen nur bei 2 Exemplaren aus der Koleoptile hervor; alle anderen waren welk und gingen während der folgenden Tage zugrunde.

Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen hatte das eine der 2 übriggebliebenen Pflänzchen 2,6 cm Höhe, die 1. Blattspreite war 2 cm lang und 2 mm breit; beim zweiten Objekte hatte das 1. Blatt die Koleoptile zwar durchbrochen, blieb aber zusammengefaltet; während der nächsten Tage ging es ein.

Nach 34 Tagen hatte das noch übrige Pflänzchen sich sehr erholt und verhältnismäßig günstig entwickelt.

Nach $4^{1}/_{2}$ Monaten: Höhe der Pflanze 72 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 41 „
Breite „ „ „ „ 1 „.

Die Ähre trat 14, resp. 8 Tage später als bei den Pflanzen der Gruppen V, VI, VII hervor.

Dieses eine Exemplar hatte in Bezug auf Halmhöhe, Länge und Breite der Blätter die Gruppe VII überholt.

Überblick von V—VIII. Hier traten schon in den ersten Tagen merkliche Unterschiede zwischen den aus normalen Samen und den aus künstlich ernährten Embryonen gezogenen Pflanzen auf. Die Koleoptilen der ersteren waren fast durchwegs früher über der Erde bemerkbar; das 1. Blatt trat ebenfalls eher aus der Koleoptile hervor. Auch im weiteren Wachstum zeigten die ersteren günstigere Maßverhältnisse. Allerdings waren nach 4½ Monaten die Abstände in der Entwicklung erheblich verringert. Die günstigste Förderung konnte ich bei den mit Secale-Endosperm kultivierten Objekten konstatieren; diese hatten die normalen Pflanzen nahezu eingeholt. Ihnen reihten sich die Triticum-, Hordeum- und Avena-Endosperm-Kulturen an. Von letzteren waren alle bis auf 1 Stück eingegangen. Die Ähren erschienen zunächst bei den normalen Pflanzen und den Secale-Endosperm-Kulturen, dann der Reihe nach bei V, VII, VIII.

IX. Hordeum-Embryonen mit Hordeum-Endosperm ernährt.

Alle Embryonen entwickelten sich anfangs.

Die Koleoptile war bei 10 Proz. nach 7 Tagen,
„ 90 „ „ 8 „
„ 100 „ „ 9 „
über der Erde bemerkbar.

Das 1. Blatt trat bei 30 Proz. nach 9 Tagen,
„ 70 „ „ 11 „
„ 100 „ „ 13 „
aus der Koleoptile hervor.

Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 6,1 cm,
Länge der ersten Blattspreite 5,1 „
Breite „ „ „ 4 mm;
bei keinem war das 2. Blatt schon in Entwicklung begriffen, freilich auch bei den normalen Objekten nicht.

Nach 34 Tagen war bei allen Pflänzchen das 2. Blatt vorhanden, jedoch kürzer und schmäler als bei den normal kultivierten; bei letzteren war auch das 3. Blatt schon kräftig entwickelt. 20 Proz. hatten das Wachstum sistiert.

Nach 4½ Monaten: Höhe der Pflanzen 89 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 39 „
Breite „ „ „ „ 1,5 „ ;
die Pflanzen dieser Gruppe hatten die normalen nahezu erreicht.

Die Ähren kamen zu gleicher Zeit mit denen der normal kultivierten; sie blühten auch gleichzeitig mit diesen.

### X. Hordeum-Embryonen mit Secale-Endosperm ernährt.

Kein Embryo war anfangs ohne Entwicklung geblieben.

Die Koleoptile war bei 10 Proz. nach 7 Tagen,
„ 80 „ „ 8 „
„ 100 „ „ 9 „
über der Erde bemerkbar.

Das 1. Blatt trat bei 20 Proz. nach 9 Tagen,
„ 80 „ „ 12 „
„ 100 „ „ 14 „
aus der Koleoptile hervor.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 5,6 cm,
Länge der ersten Blattspreite 4,3 „
Breite „ „ „ 4 mm;
kein Exemplar hatte das 2. Blatt produziert, 40 Proz. waren zugrunde gegangen.

Nach 34 Tagen war bei allen das 2. Blatt vorhanden, von dem 3. jedoch noch nichts zu bemerken.

Nach $4^1/_2$ Monaten: Höhe der Pflanzen 86 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 40,5 „
Breite „ „ „ „ 1,3 „

Die Ähren traten 8 Tage später als bei der vorigen Gruppe hervor. Im allgemeinen waren die Versuchsobjekte dieser Reihe gegenüber denen der beiden ersteren (der normalen und von IX) und der folgenden (XI) im Wachstum zurückgeblieben.

### XI. Hordeum-Embryonen mit Triticum-Endosperm ernährt.

Alle Embryonen gelangten zum Wachstum.

Die Koleoptile war bei 10 Proz. nach 7 Tagen,
„ 70 „ „ 8 „
„ 100 „ „ 9 „
über der Erde sichtbar.

Das 1. Blatt trat bei 30 Proz. nach 8 Tagen,
„ 90 „ „ 10 „
„ 100 „ „ 11 „
aus der Koleoptile hervor.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 6 cm,
Länge der ersten Blattspreite 5 „
Breite „ „ „ 4 mm;

bei keinem Objekte war ein 2. Blatt vorhanden, 40 Proz. waren eingegangen.

Nach 34 Tagen hatten alle das 2. Blatt, 10 Proz. ein schwächliches 3. Blatt produziert; im allgemeinen zeigten die Pflanzen kräftiges Aussehen.

Nach $4^1/_2$ Monaten: Höhe der Pflanzen 99 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 47 „
Breite „ „ „ „ 1,7 „ .

Die Ähren erschienen zu gleicher Zeit wie bei den normalen Pflanzen und denen der Gruppe IX; diese Versuchsobjekte (IX) waren merklich schwächer.

## XII. Hordeum-Embryonen mit Avena-Endosperm ernährt.

Nur 70 Proz. ließen eine anfängliche Entwicklung feststellen.

Die Koleoptile war bei 20 Proz. nach 7 Tagen,
„ 70 „ „ 8 „
über der Erde bemerkbar.

Das 1. Blatt trat bei 50 Proz. nach 11 Tagen,
„ 70 „ „ 13 „
aus der Koleoptile hervor.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 1,7 cm,
Länge der ersten Blattspreite 1,4 „
Breite „ „ „ 3 mm;

nur noch 20 Proz. waren wachstumsfähig, kein Pflänzchen hatte das 2. Blatt entwickelt.

Nach 34 Tagen war erst bei der Hälfte der Pflanzen ein 2. Blatt vorhanden und auch dieses kürzer und schmäler als bei allen anderen Objekten dieser Gruppe.

Nach $4^1/_2$ Monaten: Höhe der Pflanzen 60 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 40 „
Breite „ „ „ „ 9 mm.

Die Ähren traten erst 16 Tage später als bei den normalen Pflanzen hervor.

Das Avena-Endosperm hatte also auch in dieser Versuchsreihe die geringste Förderung zur Folge.

Überblick von IX—XII. Auch diese Gruppe ließ gleich in den ersten Tagen merkliche Unterschiede zwischen den aus normalen Samen und den aus künstlich ernährten Embryonen gezogenen Pflanzen deutlich hervortreten. Die Koleoptilen erschienen bei den ersteren einige Tage früher, auch das 1. Blatt trat eher aus der Koleoptile hervor. Nach 20 Tagen waren ganz bedeutende Unterschiede zu konstatieren. Von den künstlich ernährten Objekten waren die Triticum-Kulturen den normalen am nächsten gekommen. Nach $4^1/_2$ Monaten waren die Unterschiede geringer. Die mit Triticum-Endosperm kultivierten Pflänzchen hatten ebenso kräftige Pflanzen gezeitigt wie normale Samen. An diese reihten sich die Hordeum-, Secale- und Avena-Endosperm-Kulturen. Auch hier blieben letztere am meisten im Wachstum zurück. Die Ähren kamen bei den normalen Pflanzen, den Hordeum- und Triticum-Endosperm-Kulturen zu gleicher Zeit, dann folgten die Secale-, später erst die Avena-Endosperm-Kulturen.

### XIII. Avena-Embryonen mit Avena-Endosperm ernährt.

Nur 70 Proz- zeigten beginnendes Wachstum.

Die Koleoptile war bei 30 Proz. nach 8 Tagen,
„ 50 „ „ 9 „
„ 70 „ „ 10 „
über der Erde sichtbar.

Das 1. Blatt trat bei 40 Proz. nach 11 Tagen,
„ 70 „ „ 14 „
aus der Koleoptile hervor.

### Resultate der späteren Messungen.

| | | |
|---|---|---|
| Nach 20 Tagen: | Höhe der Pflänzchen | 5,6 cm, |
| | Länge der ersten Blattspreite | 4,6 „ |
| | Breite „ „ „ | 4 mm; |

bei keinem Pflänzchen war das 2. Blatt entwickelt, 10 Proz. der übriggebliebenen Exemplare waren verwelkt.

Nach 34 Tagen war bei allen Objekten das 2. Blatt, bei keinem Pflänzchen das 3. Blatt vorhanden; erstere zeigten jedoch ungünstigere Maßverhältnisse als die normalen, welche auch alle schon das 3. Blatt produziert hatten.

| | | |
|---|---|---|
| Nach $4^1/_2$ Monaten: | Höhe der Pflanzen | 107 cm, |
| | Länge der letzten entwickelten Blattspreite | 45 „ |
| | Breite „ „ „ „ | 1,8 „ . |

Die Rispen erschienen bei diesen zu gleicher Zeit mit den normalen; die Maßverhältnisse der einzelnen Pflanzenteile waren jedoch gegenüber denen der normalen Objekte etwas geringere.

## XIV. Avena-Embryonen mit Secale-Endosperm ernährt.

Bei dieser Gruppe keimten nur 60 Proz.

Die Koleoptile war bei 20 Proz. nach 8 Tagen,
„ 60 „ „ 11 „
über der Erde wahrzunehmen.

Das 1. Blatt trat bei 20 Proz. nach 11 Tagen,
„ 60 „ „ 13 „
aus der Koleoptile hervor.

Resultate der späteren Messungen.

| | | | |
|---|---|---|---|
| Nach 20 Tagen: | Höhe der Pflänzchen | 4,7 | cm, |
| | Länge der ersten Blattspreite | 3,6 | „ |
| | Breite „ „ „ | 4 | mm; |

bei keinem Pflänzchen war das 2. Blatt zu bemerken, wie überhaupt nur noch 20 Proz. wachstumsfähig waren.

Nach 34 Tagen besaßen alle das 2. Blatt in den Maßverhältnissen der vorigen Gruppe.

| | | | |
|---|---|---|---|
| Nach $4\frac{1}{2}$ Monaten: | Höhe der Pflanzen | 107 | cm, |
| | Länge der letzten entwickelten Blattspreite | 42 | „ |
| | Breite „ „ „ „ | 1,3 | „. |

Die Rispen kamen 2 Tage später als bei den normalen und der vorigen Gruppe zum Durchbruch. Im allgemeinen waren die Größenverhältnisse die der vorigen Gruppe und günstiger als bei den Hordeum-Endosperm-Kulturen.

## XV. Avena-Embryonen mit Triticum-Endosperm ernährt.

Auch in dieser Reihe gelangten nur 60 Proz. zur Keimung.

Die Koleoptile war bei 10 Proz. nach 3 Tagen,
„ 20 „ „ 8 „
„ 60 „ „ 9 „
über der Erde bemerkbar.

Das 1. Blatt war bei allen nach 12 Tagen aus der Koleoptile hervorgetreten. Eine Entfaltung fand aber nicht statt und nach 20 Tagen hatten alle Pflänzchen das Wachstum sistiert. Von den Vorversuchen war jedoch 1 Exemplar erhalten geblieben, welches relativ günstige Wachstumsresultate zeitigte; insbesondere war die Bestockung eine überaus reichliche, Halme und Rispen wiesen kräftiges Wachstum auf.

### XVI. Avena-Embryonen mit Hordeum-Endosperm ernährt.

Nur 30 Proz. brachten es zu einer anfänglichen Entwicklung.

Die Koleoptile war bei 20 Proz. nach 8 Tagen,
„ 30 „ „ 9 „
über der Erde sichtbar.

Das 1. Blatt trat bei 10 Proz. nach 12 Tagen,
„ 30 „ „ 14 „
aus der Koleoptile hervor.

### Resultate der späteren Messungen.

Nach 20 Tagen: Höhe der Pflänzchen 3 cm,
Länge der ersten Blattspreite 2,4 „
Breite „ „ „ 3 mm;

bei keinem Pflänzchen war das 2. Blatt entwickelt, 66 Proz. der gekeimten Versuchsobjekte waren zugrunde gegangen.

Nach 34 Tagen hatten zwar alle das 2. Blatt, jedoch schwächer entwickelt als bei den vorigen Gruppen.

Nach $4^1/_2$ Monaten: Höhe der Pflanzen 98 cm,
Länge der letzten entwickelten Blattspreite 41 „
Breite „ „ „ „ 1,4 „ .

Die Rispen erschienen gleichzeitig mit denen der Secale-Endosperm-Kulturen. Die Maßverhältnisse waren annähernd die der Hordeum-Endosperm-Kulturen.

Uberblick von XIII—XVI. Bei dieser Gruppe waren im allgemeinen die Unterschiede zwischen den einzelnen Kulturen keine auffallenden. Die Avena-Embryonen wurden durch die Endosperme der anderen Spezies weit mehr im Wachstum gefördert als dies im gegenseitigen Verhältnis der früheren Gruppen der Fall war.

Eine relativ geringere Entwicklung beobachtete ich bei den Hordeum-Endosperm-Kulturen. Die günstigste Beeinflussung des Wachstums ließen die mit artgleichem Endosperm ernährten Embryonen erkennen, an die sich die Secale- und Hordeum-Endosperm-Kulturen anreihten.

---

## Zusammenfassung.

1. Kein vom Endosperm befreiter, isolierter Embryo der untersuchten Arten (Secale, Triticum, Hordeum, Avena) konnte zu einer normal entwickelten Pflanze herangezogen werden.

2. Aus künstlich ernährten Embryonen gezogene Pflanzen erreichten im allgemeinen nicht den gleichen günstigen Entwicklungsgrad wie die aus normalen Samen kultivierten Individuen.

3. Die mit artgleichem und artfremdem Endosperm ernährten Embryonen wurden nicht in gleicher Weise gefördert oder gehemmt. Den ungünstigsten Einfluß übte im allgemeinen das Avena-Endosperm auf die Secale-, Triticum- und Hordeum-Embryonen aus, während die Avena-Embryonen in keinem Falle eine gleich ungünstige Einwirkung durch artfremdes Endosperm beobachten ließen.

a) Die Secale-Embryonen gediehen annähernd gleich gut auf dem eigenen (artgleichen) und Triticum-Endosperm, weniger gut auf dem von Hordeum und Avena.

b) Für die Triticum-Embryonen erwies sich das Secale-Endosperm als gute Nährstoffquelle. Diese Kulturen waren in jeder Beziehung weiter in der Entwicklung fortgeschritten als die mit dem eigenen (artgleichen) Endosperm gezüchteten Objekte. Durch Hordeum- und Avena-Endosperm waren diese Keimlinge weniger gefördert worden.

c) Die Hordeum-Embryonen zeigten das günstigste Wachstum bei Ernährung mit Triticum-Endosperm; eine etwas geringere Entwicklung beobachtete ich bei der Kultur mit dem eigenen (artgleichen) und Secale-Endosperm, während das Avena-Endosperm das Gedeihen dieser Embryonen am wenigsten begünstigte.

d) Die Avena-Embryonen ließen bei der Kultur mit artfremdem Endosperm weit gleichmäßigere Wachstumsverhältnisse wahrnehmen, als dies bei den anderen Embryonen gegenüber dem Avena-Endosperm der Fall war. Am günstigsten entwickelten sich die Kulturen mit dem eigenen (artgleichen) Endosperm, denen sich die mit Secale- und Hordeum-Endosperm anreihten.

Wien, im November 1906.

# Eremascus fertilis nov. spec.

Von **Rose Stoppel.**

Mit Tafel XI u. XII und 6 Abbildungen im Texte.

Im Jahre 1881 fand Eidam[3]) in Breslau auf einer Flasche verdorbenen Malzextrakts einen Pilz, den er Eremascus albus nannte (Textfig. 2). Das Mycel des Pilzes bildete auf dem Substrat einen dichten, weißen Überzug. Bei der mikroskopischen Untersuchung fand er, daß sich an zwei Zellen des Mycels in der Nähe ihrer Scheidewand Ausstülpungen bilden, die zu kurzen Hyphen heranwachsen und einander in ein oder mehreren Windungen umschlingen. Die Hyphen legen sich dann mit ihren Spitzen fest aneinander an, die Wände an der Berührungsstelle werden aufgelöst, und das Plasma strömt zusammen. An der Kopulationsstelle entsteht eine Ausstülpung, die sich zu einem Ascus mit acht kugeligen Sporen entwickelt. Die Sporen sind farblos, glatt und von doppelten Membranen umgeben. Eine andere Art der Sporenbildung oder eine hefeartige Sprossung beobachtete Eidam nicht. Auf cytologische Untersuchungen konnte er sich bei der damaligen Technik und dem winzigen Objekt nicht einlassen. Der Autor bezeichnet seinen Pilz als einen sexuellen Ascomyceten und stellt ihn zu den Gymnoasceae. Seitdem ist Eremascus albus nicht wiedergefunden; die Originalkultur ist eingegangen; auch andere Pilze derselben Gattung sind bisher nicht beschrieben.

Der vorliegende Eremascus fertilis stellt eine dem E. albus Eidam sehr nahe stehende, aber noch einfachere Form dar.

## Fundort.

Im Frühjahr 1906 öffnete ich einige Apfel- und Johannisbeergeleegläser, die im Jahre 1902 in Ostpreußen eingekocht und dort in einem Raume aufbewahrt worden waren, dessen Temperatur im Winter bisweilen auf 0° sank. Das Gelee war, sobald es erstarrt war, mit einem in Rum getränkten Papier bedeckt worden und das Glas durch ein Pergamentpapier verschlossen. Seitdem waren 4 Jahre vergangen. Ich fand jetzt das Rumpapier überzogen mit einem weißen, filzartigen, feinen Schimmel, dem Mycel des in der Folge zu beschreibenden E. fertilis; außerdem waren nur einige kleine, alte Aspergillus-Kolonien zu entdecken. Von 10 Gläsern, die untersucht wurden, erwiesen sich sämtliche mehr oder weniger in dieser Weise infiziert.

In dem mehrjährigen Aufenthalt in dem kühlen Raume sehe ich den Grund, daß der E. fertilis sich so üppig entwickelte, da andere, den gleichen Nährboden liebende Pilze durch die Kälte in ihrem Wachstum gehemmt wurden. Er scheint die niedrigen Temperaturen geradezu vorzuziehen, da er während der kalten Monate in den Kulturen besser gedieh als im Sommer und während der heißen Monate sich im Eisschrank weit üppiger entwickelte als bei Zimmertemperatur.

## Technik.

Es machte keine Schwierigkeit, reine Kulturen zu erlangen, da der Pilz nicht wählerisch ist. Er gedeiht am besten auf einem Nährboden, der aus Leitungswasser, 10 % Apfelgelee und 15 % Gelatine besteht. Die Gelatine kann auch durch 2 % Agar-Agar ersetzt werden. Der Pilz entwickelt sich auf diesem letzteren Substrat freilich nicht ganz so üppig, aber es eignet sich besser für die Mikrotomschnitte und zum Färben. Außerdem wurden auch keimfähige Sporen auf einer Mistabkochung mit geringem Zuckerzusatz erzielt und auf Dextrose-Pepton-Gelatine. In beiden Fällen war das Wachstum aber sehr viel langsamer, das Mycel war deformiert, es zeigte kurze, blasige Auftreibungen, auch die Fruchtbarkeit war herabgesetzt. Die Kulturen blieben kleiner als auf den Apfelnährböden. Auf einer Abkochung von altem Weidenholz + 2 % Agar-Agar keimten die Sporen ebenfalls, es entwickelte sich ein Mycel mit Ascusanlagen, keimfähige Sporen konnten jedoch nicht nachgewiesen werden.

Zu den Untersuchungen am lebenden Objekt kamen Kulturen in Petrischalen zur Verwendung. Keimungsversuche, die in van Tieghemschen Kammern angestellt wurden, zeigten keine Resultate, sobald nur eine 15 % Zuckerlösung zur Verwendung kam, jedoch sehr gute, sobald etwas aufgelöstes Apfelgelee zugesetzt wurde. Zur Beobachtung erwies es sich jedoch als praktischer, auch für diese Zwecke, die oben genannte Apfelnährgelatine zu verwenden. Sie bildet nur eine so dünne Schicht auf dem Deckgläschen, daß eine Beobachtung auch mit den stärksten Objektiven möglich ist. Die Entwicklung des Mycels war mehrere Tage hindurch vollständig normal.

Alle cytologischen Untersuchungen wurden an fixierten, gefärbten Präparaten gemacht, und zwar wurden entweder kleine Kulturen in toto gefärbt, oder Mikrotomschnitte von ca. 15 $\mu$ Dicke kamen zur Anwendung. Die Dicke des Schnittes ist unwesentlich, da man doch nur unzerschnittene Asci zur Beobachtung gebrauchen kann; denn bei der ungeheuren Fruchtbarkeit des Pilzes ist es nicht möglich, die andere Hälfte eines zerschnittenen Ascus im nächsten Schnitte wieder zu finden.

Als Fixierungsmittel bewährten sich am besten: Flemmings schwächeres Gemisch und Sublimat-Eisessig. Pikrinsäure fixierte zwar gut, verursachte aber beim Färben Schwierigkeiten. Alkohol und Merkels Gemisch waren unbrauchbar, da die Hyphen in der Nähe der Spitze fast ausnahmslos platzten.

Beim Färben wurden mit Heidenhains Eisenhämatoxylin die besten Resultate erzielt.

## Morphologie.

Die Spore schwillt bei der Keimung beinahe zum Doppelten ihrer Größe an. Nach ca. 48 Stunden wird das Exosporium an einem Pol gesprengt und reißt mit unregelmäßigem Rande auf (Taf. XI, Fig. 1 u. 2). Bisweilen spaltet es sich auch in zwei Hälften, die am anderen Pol wie mit einem Scharnier verbunden bleiben (Taf. XI, Fig. 1). Es entwickelt sich so ein Keimschlauch, der an seiner Ansatzstelle eine Einschnürung zeigt. Bald darnach entsteht an einer beliebigen anderen Stelle der Spore ein zweiter. Das Exosporium bleibt auf der gekeimten Spore noch lange wie eine Kappe sitzen (Taf. XI, Fig. 3). Der Keimschlauch entwickelt sich relativ schnell und gliedert sich von der Mutterspore an der Verengung durch eine Querwand ab. Auch die weitere Entwicklung geht schnell vor sich. Fig. 1 und 2 zeigen Sporen 60 Stunden nach der Aussaat, Fig. 3 84 Stunden danach. Anfangs ist die Ausbildung des Mycels monopodial. Eine Zelle des jungen Mycelfadens bekommt meist in der Nähe der Wand, die sie von der jüngeren Zelle trennt, eine Ausstülpung, die zu einem Seitenaste auswächst. Diese Nebenäste gliedern sich ebenfalls an ihrer Ansatzstelle durch eine Querwand von der Mutterzelle ab; sie bleiben aber weniger kräftig als der Hauptast, sind jedoch fruchtbarer. Bei der weiteren Entwicklung des Mycels macht die monopodiale Ausbildung einer größeren Gleichwertigkeit der Äste Platz, wohl die Folge des vermehrten Raumes im größeren Abstand vom Zentrum.

Am fünften Tage nach der Aussaat können schon junge Ascusanlagen zu finden sein. Zwei benachbarte Zellen bekommen in der Nähe ihrer Scheidewand je eine Ausstülpung (Taf. XI, Fig. 6, 7, 13). Diese

Gebilde entstehen jedoch nicht immer gleichzeitig, auch ist ihre Länge wechselnd. Fast immer jedoch ist die eine der entstehenden Hyphen etwas länger als die andere (Taf. XI, Fig. 9 u. 13). Es kommt auch vor, daß diese beiden Hyphen nicht aus benachbarten Zellen hervorgehen, sondern daß eine kleine Zwischenzelle steril bleibt. Sind sie nicht zu kurz, so machen sie eine halbe oder eine ganze Windung um einander (Taf. XI, Fig. 8 u. 9), berühren sich mit den Spitzen, die Wände an der Berührungsstelle werden aufgelöst (Taf. XI, Fig. 10 u. 14), und die beiden Mutterzellen treten nun in direkte Kommunikation. Das Gebilde sieht der Schnalle eines Basidiomycetenmycels ähnlich. Sehr bald jedoch schwillt der Bogen der Schnalle stark an (Taf. XI, Fig. 14), dies ist die erste Anlage des jungen Ascus. Eine Querwand in jeder Hyphe trennt ihn vom Mycel. Das Plasma ist anfangs körnig, gewöhnlich zeigt sich dann bald eine große Vakuole in dem sich vergrößernden Ascus. Einige stark lichtbrechende Tröpfchen bezeichnen später die beginnende Sporenbildung. Die Tröpfchen umgeben sich mit einem hellen Hof, und die acht Sporen sind frühzeitig genau zu erkennen. Die weitere Entwicklung geht relativ langsam vor sich. Die Sporen nehmen ganz allmählich an Volumen zu, ihre Membranen werden dichter und schließlich ganz undurchsichtig, die Wand des Ascus verschwindet dagegen ganz allmählich, so daß zuletzt die acht schwach gelblichen Sporen in der Lage, wie sie im Ascus erzeugt wurden, in einem Ballen zusammen liegen. Jede Spore ist von länglich elliptischer Gestalt, in der Mitte, besonders nach einer Seite bauchig aufgeblasen und glatt. In der Mittelpartie ist die äußere Membran am stärksten, worauf wohl zurückzuführen ist, daß bei der Keimung das Exosporium stets an einem Pol gesprengt wird. Die Sporen haben durchschnittlich eine Größe von $5{,}2 \times 3\ \mu$, jedoch kommen sie auch kürzer, von mehr rundlicher Gestalt vor. Auf dem Exosporium sind mitunter 1—4 stark lichtbrechende Warzen erkennbar (Taf. XI, Fig. 5), die augenscheinlich für den Pilz wertlose Stoffe sind, da sie sich bei der weiteren Entwicklung der Spore vollständig passiv verhalten, auch nicht an allen Sporen vorkommen; wo sie vorhanden sind, treten sie in wechselnder Anzahl auf. Jedenfalls finden sie sich in einem Ballen nur in geringer Menge und tragen, da sie in den Lücken zwischen den Sporen liegen, dazu bei, daß die Sporenballen so lange zusammen halten. Beim Zerfall des Ballens bleiben sie dann an irgend einer der Sporen haften. Sie müssen von sehr klebriger Beschaffenheit sein, denn auf dem Exosporium einer gekeimten Spore konnte ich bisweilen diese Warzen noch beobachten (Taf. XI, Fig. 3).

Neben dieser normalen Ascus- und Sporenbildung kommen allerlei Anormalitäten vor, besonders bei älteren Kulturen. Sie zeigen keine wesentlichen Eigenschaften des E. fertilis, müssen jedoch erwähnt werden, da sich aus diesen abnormen Bildungen vielleicht ein Rückschluß machen läßt auf den Wert der beiden Kopulationshyphen und auf die Vorgänge der Kernteilung im Ascus.

Das Anschwellen der Kopulationshyphen findet nicht immer erst nach der Vereinigung statt (Taf. XI, Fig. 18). Ob das frühere oder spätere Hineinwandern des Kerns mit der Erweiterung der zum Ascus bestimmten Hyphe zusammenhängt, wurde nicht ermittelt. Obiges Bild zeigt jedoch, daß Fälle eintreten können, wo eine Abneigung zur Kopulation der benachbarten Hyphen besteht. Es läßt sich daraus vielleicht der Schluß ziehen, daß die beiden kopulierenden Hyphen einen verschiedenen Charakter tragen müssen, der bei Fig. 18 nicht vorhanden ist, ebenso wie bei Fig. 16, Taf. XI, wo *a* und *b* die zur Kopulation bestimmten Hyphen sind. Die Hyphen *a* und *b* bei Fig. 16 zeigen beide einen mehr antheridialen Charakter und bei Fig. 18 unterbleibt die Kopulation, weil beide Hyphen einen oogomalen Charakter tragen. In Fig. 16 kopulieren die Hyphen *b* und *c*, die verschiedenartig organisiert zu sein scheinen. Diese Vermutung läßt sich durch keine Beweise stützen, vielleicht läßt sich aber bei einem verwandten und für die Untersuchung günstigeren Objekt diese Verschiedenheit nachweisen.

Daß Asci, wie Fig. 18 sie zeigt, sich auch ohne Kopulation normal weiter entwickelten, wurde nicht beobachtet, überhaupt sah ich niemals einen apogam entstandenen Ascus mit normalen Sporen. Fig. 11, Taf. XI zeigt einen Ascus, der sich ohne vorhergehende Kopulation normal zu entwickeln scheint. Nach anderen Bildern zu schließen, findet jedoch auch in solchen Fällen noch später eine Kopulation statt, indem der schon schwach kenntliche Auswuchs bei *a* sich noch vergrößert und dann mit der schon abgegliederten Zelle kopuliert*). Auf diese Weise schließt dann ein Mycelast mit einem Ascus ab. Bei weiterer Entwicklung derartig entstandener Asci verdecken sie so vollständig die kurzen Hyphen, daß es den Eindruck eines apogamen Gebildes macht. — Eidam[3]) gibt für E. albus auch Parthenogenesis in vereinzelten Fällen an. Auch bildet er zwei solche Asci ab. Der eine bildet normale Sporen aus, der andere schwillt ungewöhnlich an und bleibt unfruchtbar. Der Autor gibt an, daß die Stielzelle dieser Asci ungewöhnlich aufgeblasen war. Vielleicht liegen hier bei den fruchtbaren Asci dieselben Verhältnisse vor, wie es bei den scheinbar apogamen Asci von E. fertilis der Fall ist.

---

*) Fig. 17 gibt hierfür ein klares Bild. Diese Figur wurde erst nach Abschluß der Arbeit aufgenommen.

Eidam bildet auch normal durch Kopulation entstandene Asci ab, die jedoch keine Sporen bringen, sondern ungewöhnlich anschwellen und dann kollabieren. Er führt dies auf eine Erschöpfung des Mycels oder auf Ernährungsstörungen zurück. Dieselbe Erscheinung war bei E. fertilis zu beobachten, aber auch nur an Mycelien, die durch starke Fruchtbarkeit schon sehr erschöpft waren.

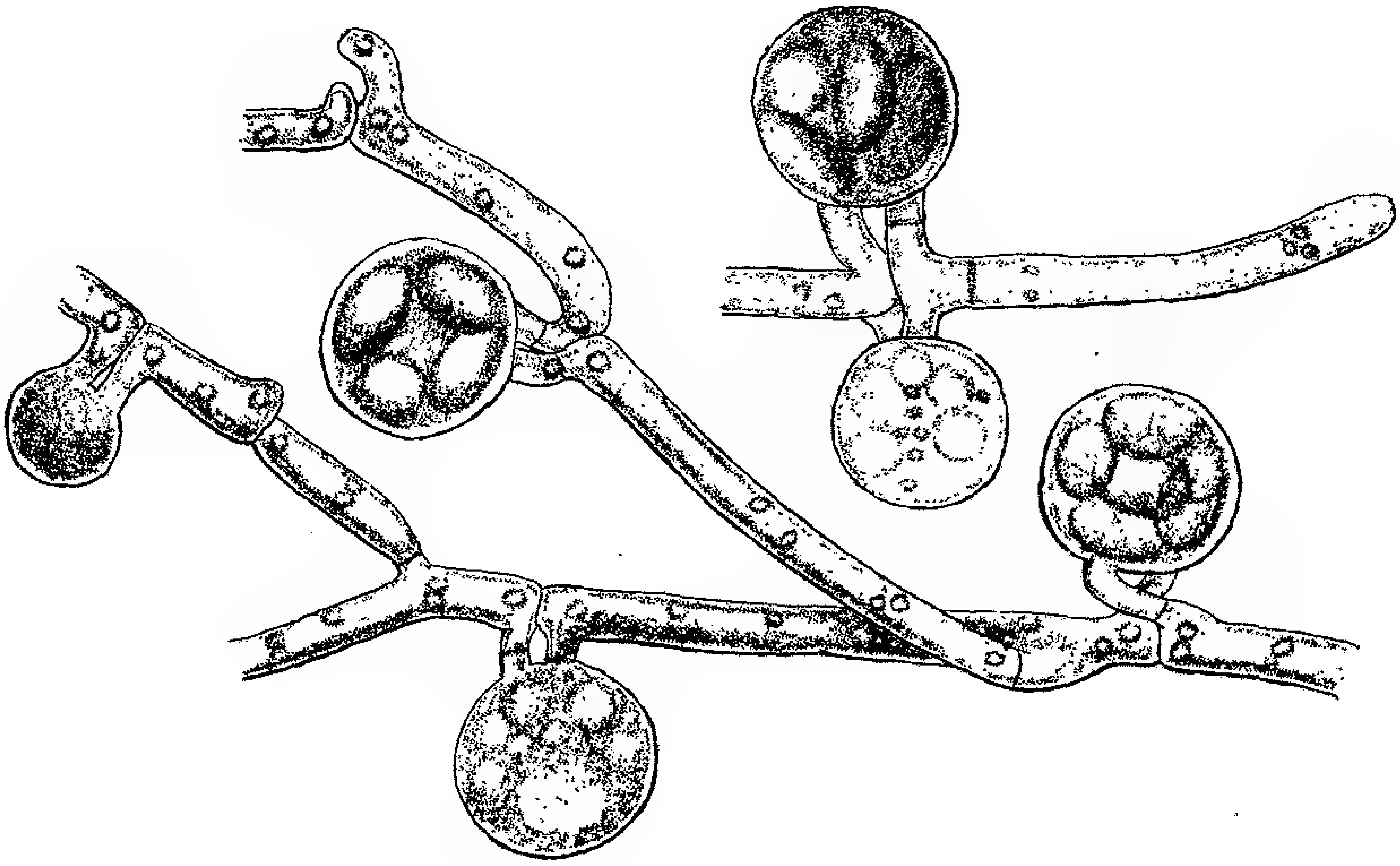


Fig. 1. Eremascus fertilis.

Die Fruchtbarkeit des E. fertilis ist außerordentlich. In älteren Kulturen liegen die Asci in mehreren Schichten übereinander und nur am Rande der Kultur ist das Mycel noch ordentlich sichtbar. Es wird meist an jeder Querwand des Mycels ein Ascus angelegt und später dem ersten gegenüber an derselben Querwand oft noch ein zweiter (Textfig. 1).

Was die Zahl der Sporen anbetrifft, so finden sich auch hierin in vereinzelten Fällen Ausnahmen. Häufig werden nur 4 Sporen ausgebildet. In den meisten derartigen Fällen konnte jedoch nachgewiesen werden, daß ebenfalls 8 Sporen angelegt waren, dann aber ein Teil während der Entwicklung zurückblieb und allmählich ganz zugrunde ging. Ob die Ausbildung einer geringeren Sporenzahl mitunter auch auf eine Abweichung in der Entstehung des Ascus zurückzuführen ist, bleibt vorläufig fraglich. Die Winzigkeit des Objekts und die große Anzahl der Fruchtkörper erschweren derartige Untersuchungen sehr.

Ausnahmsweise waren auch Asci zu finden, die eine größere Anzahl von Sporen enthielten, jedoch waren niemals alle gut ausgebildet, in den meisten Fällen reifte keine einzige der Sporen ordentlich aus. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich in diesen Fällen um das Produkt einer Fusion dreier Hyphen handelt. Es wurde mehrfach beobachtet, daß eine dritte Hyphe auf einen Ascus zuwuchs und sich an ihn anlegte (Taf. XII, Fig. 38). Ob jedoch eine Resorption der Wand stattfand, war nicht zu erkennen. Chr. Hansen und Guilliermond[5]) haben eine Fusion von drei Keimschläuchen bei Schizosacharomyces beobachtet. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß sich bei E. fertilis ähnliche Abnormitäten vorfinden, jedoch könnte die Erklärung für das Zustandekommen dieser vielsporigen Asci auch in einem anormalen Verhalten der Kerne im Ascus zu suchen sein.

## Cytologische Befunde.

Bei den mit Heidenhain gefärbten Präparaten sind die Kerne kenntlich als eine mit einer Membran umgebene, meist etwas elliptische, helle Blase, an deren einem Ende sich im Innern ein dunkelblau gefärbter Punkt befindet. Bei Anwendung von Safranin nimmt dieser Punkt eine intensiv rote Farbe an. Ich werde ihn als den Nucleolus bezeichnen. Eine Struktur im Innern der Blase war nur in einzelnen Fällen (Taf. XII, Fig. 31) bei den Kernen im Ascus kenntlich.

Die Anzahl der Kerne in den Zellen des Mycels ist wechselnd. Mitunter liegt nur ein Kern in jeder Zelle, häufig finden sich zwei, in den jüngeren Teilen des Mycels aber fast immer mehrere. Bisweilen finden sich einzelne Zellen mit sehr zahlreichen Kernen (Taf. XI, Fig. 21), ich konnte bis 15 in einer Zelle erkennen. Die Kerne besitzen augenscheinlich eine große Teilungsfähigkeit. Gleich nach der Keimung der Spore finden sich schon 6—8 Kerne im Keimschlauch, und zwar liegen sie meist paarweise nebeneinander. Über die Kernteilung im Mycel wurde nichts ermittelt, da ein Bild, das auf eine mitotische Kernteilung schließen läßt, niemals beobachtet wurde. Auch im älteren Mycel liegen die Kerne nicht selten paarweise zusammen (Taf. XI, Fig. 19). Man muß also auf eine häufig eintretende Kernteilung schließen. Zur Zeit der Bildung der Kopulationshyphen liegen die Kerne gewöhnlich noch mehr in der Mitte der Zellen (Taf. XII, Fig. 22). Auch die Resorption der Wand findet häufig noch statt bevor die Kerne in die zur Kopulation angelegten Hyphen eingewandert sind. Zur Zeit der Fusion, manchmal schon vorher, bisweilen danach, ist in den gefärbten Präparaten je ein Kern an der Basis jeder Kopulationshyphe oder lang ausgezogen in einer derselben wahrzunehmen (Taf. XII, Fig. 23 u. 24). In einem etwas älteren Stadium sieht man dann je einen Kern an der Mündungsstelle der Kopulationshyphen im jungen Ascus liegen (Taf. XII, Fig. 26, 27, 28). Das Plasma läßt bei Fig. 27 u. 28 noch seine Herkunft aus zwei verschiedenen Zellen erkennen, eine Mischung ist noch nicht eingetreten. Fig. 29 u. 30, Taf. XII zeigen junge Asci mit nur einem Kern, aber jeder Kern hat zwei Nucleolen. Der Kern ist verhältnismäßig viel größer als jeder einzelne der ursprünglich eingewanderten Kerne. Die folgenden Teilungen sind wegen der geringen Größe des Objekts sehr schwer zu beobachten. Einige Kernbilder lassen mit Sicherheit auf eine mitotische Kernteilung im Ascus schließen. Sie sind in den Abbildungen nicht wiedergegeben, da sie doch keine Einzelheiten erkennen ließen. Zwei dunkle Punkte, die durch eine dünne, gefärbte Linie verbunden waren, konnte ich besonders bei der ersten und dritten Teilung im Ascus (Taf. XII, Fig. 33) mehrfach beobachten; und zwar liegen bei der ersten Teilung die Teilungsprodukte im Ascus übereinander. Bei Fig. 31 Taf. XII ist die Teilung schon beendet, eine schwache Struktur ließ sich im Kern erkennen, auf eine Deutung der Einzelheiten muß ich verzichten. Vierkernstadien wurden nicht abgebildet, da sie nichts Genaues erkennen ließen. Taf. XII, Fig. 32 u. 33 sind als Teilungsbilder der vier Kerne anzusehen, Fig. 34 zeigt dann die acht Tochterkerne. Ob noch mehr Teilungen im Ascus vor sich gehen, war nicht zu ermitteln, da die Kerne bei jeder weiteren Teilung schwerer kenntlich sind. Auch der Vorgang der Sporenbildung blieb unklar. In jüngeren Sporen (Taf. XII, Fig. 35 u. 36) differenzieren sich je zwei dunkle Punkte heraus, die in geringer Entfernung voneinander liegen. In fast ausgebildeten Sporen (Taf. XII, Fig. 37) sind diese Punkte verschwunden und ein Kern ist gut zu erkennen.

Taf. XII, Fig. 39 zeigt ein in verschiedenen Präparaten wiederkehrendes Bild. Der Ascus ist besonders groß ausgebildet, mehrere Doppelpunkte im Innern sind zu erkennen, außerdem ein dunkler Fleck von der Gestalt einer Linse. Ob derartige Bilder durch die Einwirkung der Reagenzien zustande kommen, oder ob es ein normales Stadium ist, das der Bildung der Sporen im Ascus vorangeht, muß dahingestellt bleiben.

Taf. XII, Fig. 40 zeigt im gefärbten Präparat vermutlich einen derjenigen Asci, die später kollabieren und keine Sporen ausbilden. Der Ascus ist ganz arm an Plasma, dabei sehr groß, auch die Kerne sind ungewöhnlich aufgeblasen.

## Deutung der cytologischen Befunde.

Während der Keimung der Spore teilt sich der eine in der reifen Spore vorhandene Kern. Der eine Tochterkern wandert in den Keimschlauch und teilt sich dort in sehr schneller Folge. Die paarige Anordnung der Mycelkerne läßt darauf schließen (Taf. XI, Fig. 19). Die Querwände werden zwischen den Tochterkernen verschiedener Abstammung angelegt. Die Bildung der Kopulationshyphen und die Resorption der Wand erfolgt anscheinend unabhängig von der Lage der Zellkerne und nicht unter deren Einfluß. Es wandert alsdann aus jeder Zelle je ein Kern in die Kopulations-Hyphen und durch diese in den jungen Ascus. Dort liegen die Kerne relativ lange neben einander. Dann kopulieren sie und teilen sich nach einiger Zeit so, daß die Tochterkerne im Ascus über einander zu liegen kommen. Die zweite Teilungsachse ist dann wieder senkrecht zur ersten. Ob nach einer dritten Teilung noch weitere Kernteilungen im Ascus stattfinden, ob eine von ihnen vielleicht als eine Reduktionsteilung anzusehen ist, sind Fragen, die wegen der geringen Größe des Objekts unbeantwortet bleiben müssen.

Nach den bisherigen Beobachtungen findet bei E. fertilis nur eine Kernkopulation statt, während bei den eingehend untersuchten Ascomyceten eine Kernfusion im Ascogon und eine zweite im jungen Ascus nachgewiesen ist. Die Kopulation von Ascogon und Antheridium ist wohl der Sexualakt. Wenn bei E. fertilis auch kein erheblicher Unterschied zwischen den beiden kopulierenden Hyphen nachzuweisen ist, so stelle ich die Kopulation dieser Hyphen und die nachfolgende Kernverschmelzung doch in Parallele mit der Kopulation von Antheridium und Ascogon bei Phyllactinia.

Eremascus scheint mir also ein sexueller Ascomycet zu sein, der sich jedoch durch seinen sehr einfachen Bau wesentlich von den meisten Ascomyceten unterscheidet.

Leider konnte nichts Genaues über die Bildung der Sporen ermittelt werden, eine freie Zellbildung scheint jedoch nicht zweifelhaft.

## Systematische Stellung.

Als Brefeld im Jahre 1891 seine Untersuchungen aus dem Gebiete der Mykologie veröffentlichte und alle bis dahin bekannten Pilze in ein System brachte, ging er hinsichtlich der Ascomyceten von dem Gedanken aus, daß ein Ascus ein Sporangium mit einer für jede Spezies fixierten Sporenzahl sei. Den Übergang von den Phycomyceten zu den Ascomyceten bildeten die Hemiasci. Diese Gruppe hatte im wesentlichen den gemeinschaftlichen Charakter, daß die einzelnen Spezies sich weder den Phycomyceten noch den Ascomyceten ganz anschlossen. Die Verschiedenheit der Sporenbildung im Ascus und im Sporangium war ganz außer Acht gelassen. Die neueren Untersuchungen ließen diese Annahme Brefelds immer fraglicher erscheinen. G. Ramlow[11]) hat in seiner Arbeit über Thelebolus stercoreus Tode nachgewiesen, daß die Gruppe der Hemiasci theoretisch überhaupt keine Existenzberechtigung mehr hat.

Andererseits fanden die Saccharomyceten in den älteren Pilzsystemen nirgends ein bleibendes Unterkommen. De Bary[2]) stellt sie zu den zweifelhaften Ascomyceten. Klöcker[8]) gibt uns eine Geschichte all der Irrfahrten, die die Saccharomyceten bei den verschiedenen Autoren in ihrer Stellung zu anderen Pilzgruppen durchgemacht haben. Erst durch E. Chr. Hansen[7]) wurde diese Gruppe genau eingeschränkt, indem er nur solche Pilze zu den Saccharomyceten stellte, die durch Sprossung wachsen und eine Endosporenbildung haben. Er gibt gleichzeitig eine Systematik der Familie der Saccharomyceten. Diese Familie umfaßt 2 Gruppen, die sich hauptsächlich nur physiologisch von einander unterscheiden. Im ganzen stellt Hansen 6 Gattungen auf: Saccharomyces, Zygosaccharomyces, Saccharomycodes, Saccharomycopsis und Pichia und Willia, die früher zu der Gattung Saccharomyces gerechnet wurden. Die Gattung Schizosaccharomyces wird nicht zu den Saccharomyceten gerechnet. Betrachtet man kurz die Merkmale der einzelnen Gattungen hinsichtlich der Mycel- resp. Sproßbildung und der Ascusbildung, so kann man je nach der Berücksichtigung des ersten oder zweiten Faktors zwei verschiedene Reihen aufstellen.

Schizosaccharomyces hat überhaupt keine echte Sprossung; die einzelnen Zellen entstehen durch nachträgliche Querwandbildung und Zerfall des Mycels. Der Ascusbildung geht bisweilen eine Kopulation voraus, sie kann auch unterbleiben. Die Spore hat nur eine Membran.

Saccharomycopsis hat eine echte Mycelbildung, daneben echte Sprossung. Die Asci entstehen meist an den Enden der Myceläste, ohne vorherige Kopulation (Textfig. 6). Die Sporen haben 2 Membranen.

Saccharomycodes hat zwar keine Mycelbildung, jedoch unterscheidet sich die Sprossung von der der übrigen Hefen. Die durch Sprossung entstandene Zelle wird nicht ganz von der Mutterzelle abgeschnürt, sondern es bleibt eine deutliche Querwand, die sich dann spaltet. Es findet eine Kopulation statt, aber nicht vor der Ascusbildung, sondern die Sporen kopulieren. Sie besitzen nur eine Membran.

Zygosaccharomyces zeichnet sich dadurch aus, daß der Ascusbildung stets eine Kopulation zweier Hefezellen mit gleichzeitiger Kernverschmelzung vorangeht. Die Sporen haben eine Membran. Mycelbildung kommt nicht vor.

Die 3 Gattungen Saccharomyces, Pichia und Willia umfassen Formen, die teilweise starke Mycelbildung neben echter Sprossung haben oder nur die Sproßform besitzen. Einige Spezies kopulieren vor der Ascusbildung, andere bilden die Sporen ohne Kopulation, also apogam aus. Die Sporen haben nur eine Membran.

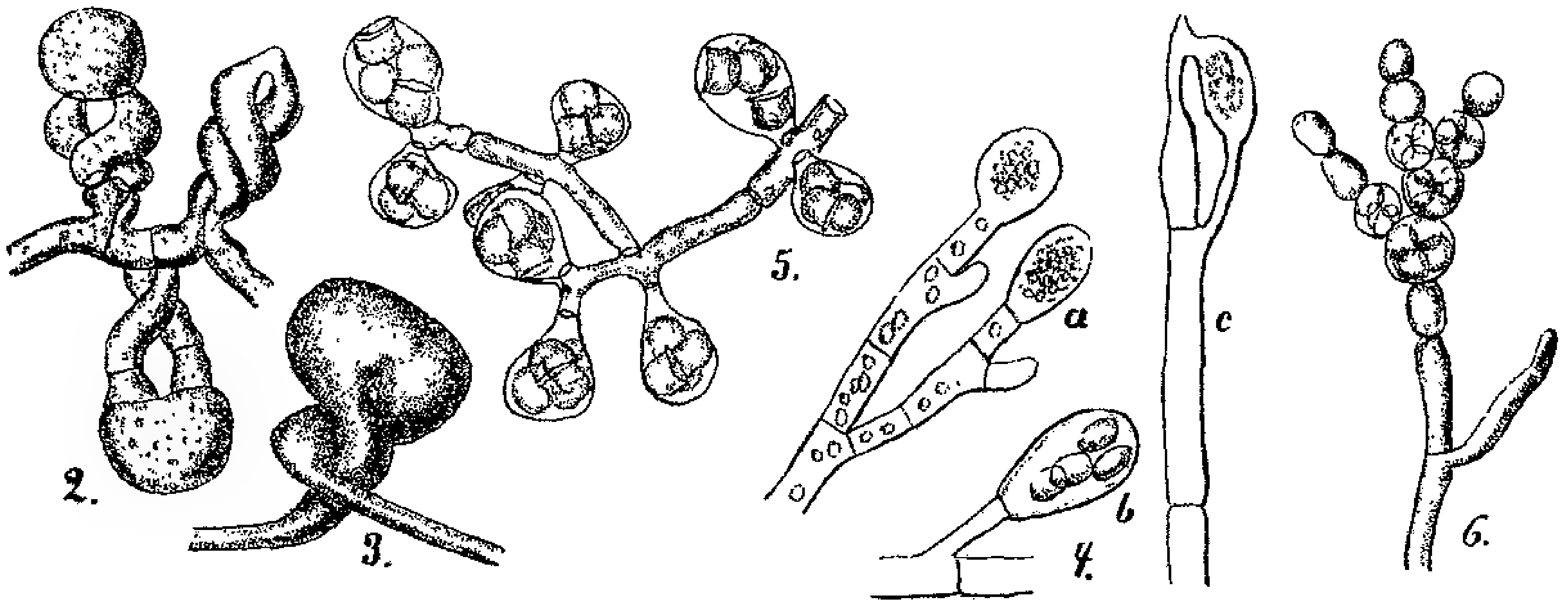


Fig. 2. Eremascus albus (nach Eidam). — Fig. 3. Gymnoascus Reessii (nach Dale). — Fig. 4. *a, b, c* Endomyces Magnusii (nach Ludwig). — Fig. 5. Endomyces decipiens (nach Brefeld). — Fig. 6. Saccharomycopsis capsularis (nach Schiönning).

Da die Haupttypen schon in den ersten Formen gegeben sind, gehe ich auf die Unterschiede dieser Gattungen und Spezies nicht weiter ein.

Aus den angeführten Beispielen ergibt sich, daß die Mycelbildung kein prinzipieller Unterschied zwischen den Ascomyceten und Saccharomyceten ist. Auf die Ähnlichkeit, die in der Beschaffenheit des Epiplasmas und in der Bildung der Sporen zwischen den Hefen und den echten Ascomyceten herrscht, hat Guilliermond⁶) früher schon hingewiesen. Die doppelte Membran der Sporen von Saccharomycopsis, und die Art ihrer Keimung zeigt eine auffallende Übereinstimmung mit Eremascus.

Was endlich die Sexualität resp. die Apogamie bei den Saccharomyceten anbetrifft, so finden sich dieselben Verhältnisse bei Eremascus und den dieser Gattung nahe stehenden Formen der Ascomyceten. Leider jedoch ist die Literatur über die meisten dieser Arten so mangelhaft, daß ihre systematische Stellung sehr zweifelhaft bleibt.

Von den in Frage kommenden Arten will ich nur die etwas eingehender beschriebenen erwähnen.

Endomyces Magnusii Ludwig (Textfig. 4) und Endomyces decipiens Brefeld (Textfig. 5) bilden Asci mit je vier Sporen. Die Sporen haben nur eine Membran. Es sind noch andere Fruchtformen dieser beiden Pilze bekannt. Bei E. Magnusii geht der Sporenbildung häufig eine Kopulation zweier Hyphen voraus, bei E. decipiens ist eine Kopulation nicht nachgewiesen.

Massee[10]) beschreibt noch einen Endomyces mit acht Sporen und gibt ein gutes Habitusbild, das sehr an die von van Tieghem[13]) kurz beschriebene Oleïna lateralis erinnert. Die Sporen entstehen in kurzen Seitenzweigen, Kopulation findet nicht statt. Auf diese Formen ist wegen der mangelhaften Beschreibung leider nicht einzugehen, ebenso wenig wie auf Oleïna nodosa van Tieghem[13]), die die Asci nicht aus kurzen Seitenzweigen entstehen läßt; sondern es runden sich einzelne Zellen des Mycels ab und liefern acht Sporen. Die Art der Ascusbildung steht der von Saccharomycopsis anscheinend nahe.

Erst nach eingehenderen Untersuchungen der genannten Gattungen läßt sich ein Schluß über die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Pilze zu einander ziehen. Jedoch scheinen es die Übergangsformen zu den echten Sproßhefen zu sein. Der Anschluß kann jedoch je nach der Berücksichtigung der Mycelreduktion oder der Sexualität ein verschiedener sein. Berücksichtigt man ausschließlich die Mycelbildung, dann hat z. B. bei Zygosaccharomyces, wo gar keine Mycelbildung mehr verhanden ist, sondern nur echte Sprossung, eine Rückkehr zur Sexualität stattgefunden. — Geht man nur von der Sexualität aus, dann bilden die Saccharomyceten mit Schizosaccharomyces eine Parallelreihe zu den oben genannten niederen Ascomyceten und schließen sich an die niedrigste sexuelle Ascomycetenform, also an Eremascus an. — Zieht man schließlich Mycelreduktion und das Verschwinden der Sexualität gleichzeitig in Betracht, dann ist der Anschluß der Hefen an die Ascomyceten an mehreren Stellen zu suchen. — Daß phylogenetisch die Saccharomyceten von den Ascomyceten abzuleiten sind, scheint mir kaum mehr zweifelhaft. Es wird jedoch niemals möglich sein, die Reihenfolge der Übergangsformen festzustellen.

Sieht man den Eremascus als einen zu den Saccharomyceten hinüberleitenden Ascomyceten an, so muß er in naher Beziehung zu anderen, höheren Ascomyceten stehen. Hier ist jedoch der Übergang weit schwieriger zu finden. Eidam[3]) stellt seinen Eremascus zu den Gymnoasceae (Textfig. 3); auch hat Ed. Fischer[4]) auf eine Verwandtschaft dieser Formen hingewiesen. Soweit die Bildung des Ascus und die Kernverhältnisse bei den Gymnoasceae bekannt sind, liegen hier jedoch sehr viel kompliziertere Verhältnisse vor als bei Eremascus. Dennoch müssen vorläufig diese beiden Gattungen systematisch wohl in nächste Nähe gestellt werden.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Dr. E. Baur meinen Dank aussprechen für das freundliche Interesse, das er dieser Arbeit geschenkt hat.

Auch Herrn Dr. E. Jahn bin ich zu großem Dank verpflichtet, da er mir einen großen Teil der einschlägigen Literatur zur Verfügung stellte.

Besonders aber danke ich Herrn Geheimrat Prof. Schwendener für die Bereitwilligkeit, mit der er mir aufs liebenswürdigste die Mittel des Instituts zur Verfügung stellte.

## Literaturverzeichnis.

1) **Brefeld**, Untersuchungen aus dem Gebiete der Mykologie, 1891, Bd. IX, X.
2) **De Bary**, Morphologie und Biologie der Pilze, 1884.
3) **Eidam**, Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Ascomyceten. Cohn, Biologie der Pflanzen, 1883, Bd. III.
4) **Fischer**, Ed., **Engler-Prantl**, Pflanzenfamilien, Bd. I, 1, pag. 292.
5) **Guilliermond**, Recherches sur la germination des spores et la conjugaison chez les levures. Revue générale de Botanique 1905.
6) **Ders.**, Recherches cytologiques sur les levures. Lyon 1902.
7) **Hansen**, E. Chr., Grundlinien zur Systematik der Saccharomyceten. Zentralbl. f. Bakteriologie 1904, XII, 2. Abt.
8) **Klöcker**, Handbuch der technischen Mykologie 1906, Bd. IV, pag. 168.
9) **Ludwig**, Lehrbuch der niederen Kryptogamen.
10) **Massee**, Researches on coprophilous fungi. Annales of Botany, Vol. XV, pag. 324.
11) **Ramlow**, G., Zur Entwicklungsgeschichte von Thelebolus stercoreus Tode. Bot. Ztg. 1906.

12) Schiönning, En ny Slægt af Saccharomyceternes Familie. Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet 1903, Bd. VI.

13) van Tieghem, *Journal de Botanique* 1887, *pag.* 289.

Berlin, Botan. Institut der Universität.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XI.

Fig. 1 u. 2. Sporen 60 Stunden nach der Aussaat.
„ 3. Spore 84 Stunden nach der Aussaat.
„ 4. Die 8 Sporen eines Ascus.
„ 5. Zwei Sporen, die eine mit angeklebtem Plasmarest.
„ 6 u. 7. Erste Anlagen der Kopulationshyphen.
„ 8 u. 9. Die Hyphen sind weiter entwickelt und legen sich fest aneinander an.
„ 10. Die Wand zwischen den Hyphen ist resorbiert.
„ 11. Ein anscheinend apogam sich entwickelnder Ascus.
„ 12. Ein halb entwickelter Ascus.
„ 13. Mycel mit zwei jungen Ascusanlagen.
„ 14. Die Wände der Kopulationshyphen sind resorbiert; der Bogen schwillt bauchig an.
„ 15. Fast vollständig ausgebildeter Ascus.
„ 16. Kopulation zweier nicht demselben Mycelast entstammender Hyphen.
„ 17. Ein endständiger Ascus.
„ 18. Die Kopulation der benachbarten Hyphen unterbleibt ganz.

Fig. 19—40 sind nach fixierten, gefärbten Präparaten gezeichnet.

„ 19, 20, 21. Mycel mit Kernen.

### Tafel XII.

Fig. 22. Die Kopulationshyphen sind angelegt, die Kerne liegen noch im Mycel.
„ 23. Ein Kern zwängt sich durch die enge Kopulationshyphe, der andere liegt noch im Myzel am Grunde der Hyphe.
„ 24. Ein Stück des Myzels mit vier jungen Asci.
„ 25. Ein Kern liegt im Ascus, der zweite an der Basis der Hyphe im Myzel.
„ 26. Beide Kerne sind in den Ascus hineingewandert.
„ 27 u. 28. Die zwei Kerne vor der Kopulation. Das Plasma zeigt noch seine Herkunft aus zwei Zellen.
„ 29 u. 30. Der Kopulationskern mit zwei Nucleolen.
„ 31. Der Kern nach der ersten Teilung.
„ 32 u. 33. Teilungsstadien der vier Kerne.

Fig. 34. Achtkernstadium.
„ 35 u. 36. Sporenbildung.
„ 37. Ascus mit fast reifen Sporen. Jede Spore zeigt deutlich einen Kern.
„ 38. Ascus, an den sich eine dritte Hyphe anlegt.
„ 39. Ascus mit einem auffallend dunkel gefärbten Körper.
„ 40. Anormaler Ascus mit zwei großen Kernen.

Alle Bilder sind mit Hilfe des Zeichenapparates von G. Winkel-Göttingen und der Homog. Immers $\frac{1}{12}$ von Zeiss gezeichnet. Bei Fig. 1, 2, 3 kam Okular 8, bei Fig. 4—40 Okular 18 zur Anwendung. Die gefärbten Präparate wurden mit der Homog. Immers 2 mm von Zeiss nachgeprüft. Fig. 1—18 ist nach dem lebenden Objekt, Fig. 19—40 nach Schnitten 15 $\mu$, gefärbt mit Heidenhains Eisenhämatoxylin, gezeichnet.

# Beiträge zur Kenntnis der Entstehungsbedingungen diastatischer Enzyme in höheren Pflanzen.

Von **Elfriede Eisenberg.**

## Einleitung.

Die Untersuchungen über die diastatischen Enzyme haben ein großes Tatsachenmaterial mit vielen wertvollen Ergebnissen gefördert. Naturgemäß hat sich die Forschung zuerst den am leichtesten zugänglichen Problemen gewidmet: der Wirkungsweise der Diastase, und diese ist von physiologischer wie chemischer Seite in ausgedehntem Maße untersucht worden.

Der nächste Schritt mußte sein, die Entstehungsbedingungen der Diastase zu prüfen. Auf diesem Gebiet sind noch keine einheitlichen Ergebnisse erzielt worden, und es soll die Aufgabe der folgenden Untersuchungen sein, die hier in Betracht kommenden Fragen zusammenzustellen, die bisher gewonnenen Erkenntnisse zu erweitern und manche der bestehenden Widersprüche lösen zu helfen.

Die viel umstrittene Frage nach der Natur der Diastase soll hier nicht weiter erörtert werden. Wir verstehen unter Diastase, wie es zumeist üblich ist, einen Stoff aus der Gruppe der Enzyme, die als Katalysatoren angesehen werden, welche von Organismen gebildet worden sind. Die Diastase kann aus den Pflanzen durch geeignete Extraktionsmethoden isoliert werden. Sie besitzt die Fähigkeit, das sehr kompliziert gebaute Polysaccharid der Stärke in einfachere Kohlehydrate (Dextrin- und Zuckerarten) umzuwandeln.

Nach den neueren Untersuchungen gibt es sicher verschiedene Diastaseformen, von denen namentlich die Sekretions- und die Translokationsdiastase zu unterscheiden sind. Green, einer der besten Kenner der Enzyme, gibt für sie folgende Merkmale an (1901, S. 18 u. 32): Die Sekretionsdiastase korrodiert Stärkekörner, verflüssigt Stärkekleister rasch und wirkt am besten bei einer Temperatur von 50—55° C. Sie ist, wahrscheinlich ausschließlich, auf keimende Samen beschränkt, hauptsächlich die der Gräser, und wird bei diesen in erster Linie vom Skutellum sezerniert. Die Translokationsdiastase löst Stärkekörner ohne Korrosion und hat eine sehr langsame Einwirkung auf Stärkekleister, obwohl sie lösliche Stärke leicht umbildet. Sie wirkt am besten bei einer Temperatur von 45—50° C und ist bei niedriger

Temperatur wirksamer als die Sekretionsdiastase. Sie wird hauptsächlich in den Vegetationsorganen der ausgebildeten Pflanze angetroffen.

Von besonderer Wichtigkeit war es, Aufschluß darüber zu erlangen, ob die Diastasebildung regulatorisch erfolgt, d. h. dem Bedürfnis der Pflanze entsprechend. Wortmann (1882) hat bei einem Mikroorganismus Hungerreiz als Ursache zur Diastaseausscheidung beobachtet. Brown und Morris (1890) nehmen ebenfalls Hungerreiz als Ursache für die Diastasesekretion beim Schildchenepithel der Gerstenembryonen an. Pfeffer (1896) und Katz (1898) haben regulatorische Diastasebildung für Schimmelpilze nachgewiesen, und ersterer schloß, von solchen Erfahrungen ausgehend, auf dieselbe Entstehungsweise auch bei höheren Pflanzen. Krabbe (1890) und Went (1901) kommen zu dem entgegengesetzten Ergebnis, daß um so mehr Enzym produziert werde, je besser die Zellen ernährt seien. Eine ausführlichere historische Übersicht in bezug auf dieses Gebiet findet sich bei Went (1901): „Über den Einfluß der Nahrung auf die Enzymbildung durch Monilia Sitophila.“

Das Problem der regulatorischen Diastaseproduktion bildete den Ausgangspunkt zu allen Untersuchungen dieser Arbeit. Die Gliederung des Stoffes ist folgende:

I. Untersuchungsmethode.
II. Das Wachstum und die Entstehung der Diastase.
III. Der Einfluß der Temperaturverhältnisse auf die Diastasebildung.
IV. Der Einfluß des Sauerstoffs auf die Diastasebildung.
V. Die Wirkung des Äthers auf die Diastasebildung.
VI. Die Wirkung von Säure auf die Diastase.
VII. Die Diastase der Laubblätter.
VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Bezüglich der Literaturangaben ist der Schluß dieser Arbeit nachzusehen. Hier sei aber von vornherein auf diejenigen Werke hingewiesen, in denen die Fragen über die Enzyme in zusammenhängender Weise behandelt werden: Czapek: Biochemie der Pflanzen. Effront-Bücheler: Die Diastasen. Green-Windisch: Die Enzyme. Höber: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Jost: Pflanzenphysiologie. Loeb: Dynamik der Lebenserscheinungen. Adolf Mayer: Die Lehre von den chemischen Enzymen. Oppenheimer: Die Fermente. Pfeffer: Pflanzenphysiologie. Schleichert: Die diastatischen Fermente der Pflanze.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden während der Jahre 1905 und 1906 im botanischen Institute der Universität Jena unter der Leitung von Herrn Hofrat Professor Dr. Detmer ausgeführt. Ich erlaube mir, meinem hochverehrten Lehrer für seine reichen Anregungen und sein unermüdliches Interesse meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich dem hochverehrten Direktor des botanischen Institutes, Herrn Professor Dr. Stahl, aufs herzlichste für sein mir stets bewiesenes freundliches Entgegenkommen.

## I. Abschnitt.

### Untersuchungsmethode.

Das erste Erfordernis bei allen Experimenten war, die Diastase aus den betreffenden Pflanzenteilen zu isolieren. Zu diesem Zweck wurden die Untersuchungsobjekte, soweit es sich nicht durch die Fragestellung verbot, getrocknet, und zwar im Thermostaten bei einer Temperatur von höchstens 42° C, damit das Enzym nicht geschädigt würde. Das Trocknen der Pflanzenteile war notwendig, um die mechanische Zertrümmerung der Zellen und die Extraktion der Diastase zu erleichtern. Die trockne Substanz wurde sodann im Mörser gepulvert und durch ein Haarsieb getrieben, um möglichste Gleichmäßigkeit des Materials zu erzielen. Ein bestimmtes Quantum Wasser, das für jeden einzelnen Fall festzustellen war, entzog diesem Pulver die Diastase. Die Dauer der Extraktion betrug meist zwei Stunden, während dieser Zeit wurden die Flüssigkeiten oft umgeschüttelt. Darauf erfolgte die Filtration der Extrakte, und zwar so oft, bis die Filtrate nach Möglichkeit klar geworden waren. Als Maß für die darin enthaltene Diastasemenge diente die Zeitdauer, in der eine bestimmte Quantität von Stärkekleister umgewandelt worden war. Dieser Stärkekleister war stets 1%ig und am Tage des Versuchs frisch bereitet. Er wurde aus sogenannter löslicher Stärke hergestellt, da sich gewöhnlicher Stärkekleister nach Wortmanns Untersuchungen als ungeeignet bei Experimenten über Diastasewirkung herausgestellt hat. Das günstigste Mengenverhältnis zwischen Pflanzenextrakt und Stärkekleister mußte für jeden Fall durch Versuche festgestellt werden.

Zum Nachweis der Diastasewirkung lassen sich verschiedene Methoden verwenden. Handelt es sich um die Gewinnung absoluter Werte, so muß natürlich der in bestimmter Zeit durch das Ferment aus der Stärke gebildete Zucker quantitativ bestimmt werden. Die relativ besten Methoden für solche Untersuchungen sind von Kjeldahl (1879) und Lintner (1886) ausgearbeitet worden. Abgesehen davon, daß von guten Kennern dieser Methoden noch mancherlei Bedenken gegen ihre Genauigkeit geltend gemacht werden, waren sie für mich schon deshalb unbrauchbar, weil überaus zahlreiche Einzelbeobachtungen angestellt werden mußten und es undurchführbar gewesen wäre, jene zeitraubenden Methoden dabei in Anwendung zu bringen. Ich mußte mich durchaus auf die Benutzung der bekannten Methode der Jodreaktion beschränken, und es war dies auch statthaft, da es sich für mich nur um vergleichende Beobachtungen handelte.

Die Jodreaktion wird zwar von verschiedenen, so von Lintner und Grüß, als unsicher bezeichnet, weil sie bei zu kleinen und bei zu wenig verschiedenen Diastasemengen unzuverlässige Resultate gebe, doch wird sie von Wortmann empfohlen, und Pfeffer (1896, S. 514) sagt, daß es für vergleichende Untersuchungen genüge, mit Hilfe der Jodreaktion zu verfolgen, ob und in welcher Zeit die kleine und gleiche Menge der zugefügten Stärke zum Verschwinden kommt. Ähnlich spricht sich Green aus, und damit stimmen meine Erfahrungen überein. Auch in unserm Fall handelt es sich ja, wie gesagt, nur um vergleichende Untersuchungen, und es wurden stets nur aus solchen Resultaten Schlüsse gezogen, die ziemlich beträchtliche und zu wiederholten Malen gleiche Differenzen in der Reaktion ergaben.

Wortmann (1890) führt verschiedene Vorsichtsmaßregeln an, um bei der Verwendung des Stärkekleisters und der Jodreaktion Trugschlüsse zu vermeiden. Diese fanden alle Berücksichtigung.

Um gewissen, von Wortmann hervorgehobenen Irrtümern zu entgehen, wurden oft zur Kontrolle die Flüssigkeitsgemische gekocht und nach Abkühlen mit Jod versetzt, wobei sich aber stets dieselbe Färbung ergab wie bei den ungekochten Lösungen.

Ferner wurden die Gemische aus Pflanzenextrakt und Stärkelösung vor jeder Prüfung mit Jod kräftig umgeschüttelt, sodaß die etwa gebildeten Niederschläge sich in der ganzen Flüssigkeit verteilten.

Zum Schutz vor irreführender Einwirkung der Bakterien erhielten die Extrakte, sobald sie über Nacht stehen mußten, Toluol zugesetzt, das sich als gutes, die Diastase nicht beeinflussendes Sterilisierungsmittel erwiesen hat.

Sehr empfehlenswert ist es auch, neben dem eigentlichen Versuch eine ihm parallelgehende Beobachtung anzustellen, bei deren Ausführung man den Pflanzenextrakt zuerst kocht, um das Ferment zu vernichten, abkühlt und mit Stärkelösung versetzt. In diesem letzteren Gemisch darf dann keine Stärkeumbildung eintreten, und eine Probe davon muß sich auf Jodzusatz noch blau färben, während Proben der Mischung von ungekochten diastasehaltigen Extrakten und löslicher Stärke bereits eine andere Reaktion zeigen.

An einem Beispiel sei nun der Gang der Reaktion erläutert: 4 g Blattpulver von Pisum sativum wurden mit 100 ccm destillierten Wassers extrahiert und abfiltriert. 70 ccm des fast klaren, schwach sauren Extraktes erhielten einen Zusatz von 28 ccm Stärkekleister, und zur Kontrolle wurde gekochter Extrakt im gleichen Verhältnis mit Stärkekleister vermischt. Zur Prüfung entnahm ich nach bestimmten Zeitabständen jedem Gemisch ungefähr $^1/_2$ ccm und fügte mittelst eines Glasstabes einen kleinen Tropfen Jodjodkaliumlösung hinzu. Die nacheinander durch die Wirkung des Enzyms entstehenden Dextrinarten zeigten beim Zusatz von Jod bestimmte Farben, wie aus der folgenden Tabelle hervorgeht:

| | Ungekochter Extrakt | Gekochter Extrakt |
|---|---|---|
| sofort | blau | — |
| nach $^1/_2$ Std. | schwach violett | blau |
| „ 1 „ | violett | blau |
| „ $1^1/_4$ „ | rot | blau |
| „ $1^3/_4$ „ | braunrot | — |
| „ 2 „ | rotbraun | blau |
| „ 3 „ | braun | blau |
| „ 5 „ | braungelb | — |
| „ 6 „ | gelb | blau |

Die Gelbfärbung bezeichnet den Schluß der Umwandlung, soweit sie durch Diastase möglich ist.

Es sei hier noch ein für allemal bemerkt, daß bei Versuchen mit Erbsen stets Blätter von älteren Pflanzen zu verwenden sind, da bei Benutzung jüngeren Materials die Jodreaktion nicht scharf ist.

Bei allen Untersuchungen diastasehaltiger Pflanzenextrakte ist folgendes sehr zu beachten: Die Diastase ist in der Pflanze nicht gleichmäßig in den Zellen verteilt, sondern sie ist, wie man sicher annehmen darf, im Protoplasma vorhanden, das sie erzeugt hat. Bei der Extraktion der getrockneten und gepulverten Pflanzenteile durch Wasser erzielt man nun eine Flüssigkeit, die zwar Diastase enthält, daneben aber viele Stoffe, die im Zellsaft der lebenden Pflanze enthalten waren und infolge der Semipermeabilität des Protoplasmas (die freilich unter Umständen regulatorisch beschränkt oder aufgehoben werden kann) nie mit der Diastase in Berührung kamen. Als solche Substanzen kommen z. B. organische Säuren und Gerbstoffe in Betracht, und auf diese Körper ist in den vorliegenden Untersuchungen stets besondere Rücksicht genommen worden, da sie allgemein verbreitet sind und nachgewiesenermaßen die Diastase in dieser oder jener Richtung hin beeinflussen.

Was die Säuren anbetrifft, so ist ihre Wirkung auf das Ferment in Abschnitt VI spezieller behandelt. Bei allen Versuchen ist die Reaktion der Pflanzenextrakte ermittelt worden, und es sind auch an geeigneter Stelle Kontrollversuche angegeben, um Fehlerquellen auszuschließen.

Mit Rücksicht auf die Gerbstoffe sei hier gleich auf die Erfahrung hingewiesen, daß ihre Gegenwart in den Extrakten (z. B. solchen aus Blättern) den Nachweis der Diastase in den Auszügen sehr erschweren kann oder ganz unmöglich macht. Das letztere lehrt z. B. der folgende Versuch:

1 g Blattpulver von Fagus silvatica wurde mit 25 ccm Wasser extrahiert und filtriert, desgleichen 10 g Gerstenmalzpulver mit 40 ccm Wasser. Der Blattextrakt gab mit Eisenchloridlösung eine grünliche Fällung (der Nachweis für Gerbstoff). Ich stellte drei Gemische her: I. 8 ccm Blattextrakt mit $3^1/_5$ ccm Stärkekleister. II. 8 ccm Blattextrakt mit $3^1/_5$ ccm Stärkekleister und 1 ccm Malzextrakt. III. 1 ccm Malzextrakt mit 7 ccm Wasser und $3^1/_5$ ccm Stärkekleister. Die Prüfung mit Jod ergab, daß die beiden Gemische, die Blattextrakt enthielten, nach einer halben Stunde noch reine Blaufärbung aufwiesen, während das Gemisch aus Malz und Stärke nach dieser Zeit bereits braune Farbe zeigte. Nach 24 Stunden traten folgende Farben auf: I blau, II braunviolett, III gelb.

Ferner wurde reine Gerbsäure in verdünnter Lösung mit Malzextrakt vermischt und Stärkekleister hinzugefügt. Es trat darauf nur eine sehr langsame Umwandlung des Amylums ein.

Es ergibt sich also aus diesen Beobachtungen, daß die Gegenwart des Gerbstoffs die Wirksamkeit des Fermentes sehr bedeutend beeinträchtigt, und da die Extrakte der Buchenblätter, wie erwähnt, Gerbstoffe führen, so läßt sich infolgedessen gar nicht feststellen, ob sie diastasehaltig sind oder nicht.

## II. Abschnitt.

### Das Wachstum und die Entstehung der Diastase.

Die Beziehung zwischen Keimung und Diastaseproduktion ist bereits von Grüß (1896) untersucht worden, der eine Vermehrung des Ferments während der Keimung beobachtete.

Denselben Befund ergaben Versuchsreihen, durch die ich den Zusammenhang zwischen Wachstum und Diastasebildung vom Gesichtspunkt der regulatorischen Entstehung aus festzustellen suchte.

Ich ließ Weizenkörner 18 Stunden lang quellen und dann auf Filtrierpapier im Dunkeln bei einer Temperatur von 20° C keimen. Je 20 gequollene Körner, sowie Keimlinge von 1, 3 und 5 Tagen wurden getrocknet und zerrieben. Die Plumulae der Keimlinge hatten eine durchschnittliche Länge von 1, 30 und 70 mm, bei den letzteren war das erste Laubblatt bereits entfaltet. Die Keimlinge wurden mit je 20 ccm Wasser extrahiert und die Extrakte abfiltriert. Die Reaktion auf blaues Lackmuspapier gab einen mit dem Alter zunehmenden Säuregehalt der Keimlinge an. Die Extrakte erhielten die doppelte Menge Stärkekleister zugesetzt, darauf verlief die Umwandlung folgendermaßen:

| Alter der Keimlinge in Tagen: | 0 | 1 | 3 | 5 |
|---|---|---|---|---|
| nach 2 Minuten | blau | blau | blau | violett |
| „ 6 „ | blau | blau | rotviolett | braun |
| „ 11 „ | blau | blau | rotbraun | braungelb |
| „ 20 „ | blau | blau | braun | gelb |
| „ 45 „ | violett | violett | gelb | — |
| „ 25 Stunden | rotviolett | braun | — | — |

Um zu erfahren, ob der Unterschied in der Säurereaktion den Verlauf der Umwandlung beeinflusse, wurde durch Hinzufügen von verdünnter Zitronensäure zu einem Teil der noch unvermischten Extrakte die Reaktion auf Lackmuspapier überall auf dieselbe Stufe gebracht. Die nachfolgende Untersuchung zeigte zumeist eine geringe Beschleunigung des Umwandlungsverlaufes im Vergleich zum vorhergehenden Versuch, doch unter sich standen die einzelnen Phasen der Umwandlung noch im gleichen Verhältnis.

Dieses Ergebnis lehrt wohl sicher, daß die Diastasebildung vom Wachstum abhängig ist, denn mit fortschreitendem Wachstum der Keimteile steigt auch die Menge des produzierten Enzyms.

Um noch spezieller zu zeigen, daß das Wachstum in seinem nachgewiesenen Einfluß auf die Erzeugung der Diastase als regulatorischer Faktor aufzufassen ist, diente folgender Versuch:

Weizenkörner wurden bei 20° 24 Stunden lang in Wasser eingequollen und dann auf Filtrierpapier in Glasschalen gelegt, die unter Blechzylindern standen. Nach 2 Tagen, als die Plumulae durchschnittlich 4 mm lang waren, schnitt ich von 40 Keimlingen Plumulae und Würzelchen mit dem Rasiermesser vorsichtig ab. 20 Körner gelangten sofort zum Trocknen in den Thermostaten (A), 20 wieder auf das Filtrierpapier (B).

Nach abermals 3 Tagen, während welcher die nachgewachsenen Organe der beschnittenen Keimlinge B wiederholt entfernt worden waren, wurden diese ebenfalls getrocknet. Gleichzeitig sind noch 20 unverletzte Keimlinge mit durchschnittlich 43 mm langer Plumula beschnitten und getrocknet worden (C). In diesen Körnern war die Reservenahrung schon fast ganz verflüssigt. Die getrockneten Körner wurden gepulvert und mit je 20 ccm Wasser 2 Stunden lang extrahiert. Das Filtrat C war etwas stärker sauer als die beiden andern. Die Extrakte bekamen die vierfache Menge an Stärkekleister zugesetzt, darauf nahm die Umwandlung folgenden Verlauf:

| | A | B | C |
|---|---|---|---|
| nach 5 Minuten | blau | blau | rot |
| „ 10 „ | blau | violett | braun |
| „ 15 „ | violett | rot | gelb |
| „ 45 „ | rot | braun | — |
| „ 90 „ | braun | gelb | — |

Aus diesen Beobachtungen können wir auf jeden Fall entnehmen, daß die Diastasebildung eine Hemmung erleidet, wenn das Wachstum beschränkt wird und daher der aus der Stärke durch die Diastase gebildete Zucker keine Ableitung und keinen Verbrauch erfährt. (Vergl. auch Hansteen 1894 und Puriewitsch 1897). Eine völlige Aufhebung des Wachstums war in unserm Versuche nicht erzielt; die Keimlinge wuchsen, wie angegeben worden ist, etwas nach, und daraus erklärt sich die geringe Zunahme des Enzyms in den 5 Tage alten beschnittenen Untersuchungsobjekten B.

Die angeführten Tatsachen sprechen überzeugend dafür, daß die Diastase zu ihrer Bildung einen Anreiz nötig hat, der durch das Wachstum ausgelöst wird.

## III. Abschnitt.

### Der Einfluß der Temperaturverhältnisse auf die Diastasebildung.

Es finden sich in der Literatur genaue Angaben über den Einfluß der Temperatur auf die Wirkungsweise der Diastase. Über die Bedeutung der Temperatur für die Entstehung der Diastase scheint dagegen noch nichts bekannt zu sein.

Ich unternahm folgende Versuchsreihe: Es wurden Weizenkörner unter sonst gleichen Bedingungen bei $14^1/_2{}^0$, $25^1/_2{}^0$ und $32^0$ C unter Lichtabschluß kultiviert und dann auf ihren Diastasegehalt untersucht. Die Temperatur von $14^1/_2{}^0$ herrschte ziemlich konstant in einem ungeheizten Zimmer, die beiden andern Temperaturgrade ließen sich im Thermostaten herstellen.

Die Weizenkörner wurden zuerst ca. 14 Stunden lang in gekochtem filtrierten Regenwasser bei der bestimmten Temperatur eingequollen, dann $3\,^1/_2$ Tage lang in Glasschalen auf Filtrierpapier, das bei einem Teil der Versuche zur größeren Vorsicht sterilisiert worden war, der Keimung überlassen. Nach dieser Zeit besaßen die bei $14\,^1/_2\,^0$ gewachsenen Keimlinge eine Plumula von durchschnittlich 5 mm Länge, die bei $25\,^1/_2\,^0$ gewachsenen von 40 mm und die bei $32^0$ gewachsenen von $17\,^1/_2$ mm Länge. Sie wurden bei ca. $40^0$ getrocknet, zu Pulver zerrieben und je 1 g des Pulvers mit 25 ccm Wasser extrahiert. Die Filtrate zeigten schwach saure Reaktion, die bei dem Extrakt der Keimlinge von $14\,^1/_2\,^0$ am schwächsten, bei dem von $25\,^1/_2\,^0$ am stärksten war. Die Auszüge erhielten einen Zusatz von 1 prozent. Stärkekleister im Verhältnis 1 : 6, z. B. 5 ccm Extrakt mit 30 ccm Stärkekleister. Der Verlauf der Reaktion war folgender:

| | $14\,^1/_2\,^0$ | $32^0$ | $25\,^1/_2\,^0$ |
|---|---|---|---|
| nach 20 Minuten | violett | violett | rotbraun |
| „ 30 „ | rotviolett | bräunlichviolett | braun |
| „ 40 „ | rotbraun | rotbraun | braun |
| „ 50 „ | rotbraun | fast braun | hellbraun |
| „ 60 „ | fast braun | braun | braungelb |
| „ 75 „ | braun | braun | gelb |

Diesen Versuch wiederholte ich in ganz gleicher Weise bei Temperaturen von 14, $25\,^1/_2$ und $33\,^1/_2\,^0$ C. Die Länge der Plumulae betrug entsprechend im Durchschnitt 4, $42\,^1/_2$ und $18\,^1/_2$ mm. Die getrockneten Keimlinge wurden diesmal nicht nach Gewicht, sondern der größeren Exaktheit wegen nach der Zahl angewendet, und zwar je 20 Stück auf 20 ccm Wasser. Der Verlauf der Reaktion nach Zusatz von Stärkekleister gestaltete sich folgendermaßen:

| | $14^0$ | $33\,^1/_2\,^0$ | $25\,^1/_2\,^0$ |
|---|---|---|---|
| nach 20 Minuten | blau | blau | rotviolett |
| „ 30 „ | violett | schwach violett | rotbraun |
| „ 40 „ | rotviolett | rotviolett | braun |
| „ 50 „ | braunviolett | rotviolett | braun |
| „ $1\,^1/_2$ Stdn. | rotbraun | rotbraun | braungelb |
| „ $2\,^1/_2$ „ | braungelb | braungelb | gelb |

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die Temperatur von $25\,^1/_2\,^0$, die dem Optimum für das Wachstum der Weizenkeimlinge ($29\,^0$) ziemlich nahe liegt, unter den gewählten Graden am günstigsten für die Diastasebildung ist. Das deutet auf eine Regulation ihrer Entstehung hin, insofern als bei den vorteilhaftesten Bedingungen für die Entwicklung des Embryo auch die größte Diastasemenge entsteht und dadurch das größere Bedürfnis der Keimteile nach plastischem Material (Zucker) befriedigt werden kann.

Dieses Resultat war übrigens keineswegs von vornherein vorauszusehen. Es lag offenbar die Möglichkeit vor, daß mit der Steigerung der Temperatur über das Optimum für das Wachstum hinaus eine Mehrproduktion von diastatischem Enzym stattfände. Denn diese Enzymbildung gehört ja in die Gruppe der Stoffwechselprozesse, und der Stoffwechsel, wenigstens gemessen an der Atmungsgröße, hat keineswegs ein Optimum, welches mit demjenigen des Wachstums zusammenfällt, sondern es liegt das Optimum für den Stoffwechsel erheblich höher. Clausen konstatierte z. B sicher, daß das Optimum für die Atmung der Weizenkeimlinge bei 40° liegt. Man hätte somit auch von vornherein eine Steigerung der Diastasebildung bei steigender Temperatur bis 40° erwarten können.

Übrigens muß hier betont werden, daß bis zu einem gewissen Grade ein selbständiger Einfluß der Temperaturverhältnisse auf die Diastasebildung besteht. Und zwar geht dies aus folgenden Resultaten der Beobachtungen hervor: Die Diastasemengen der bei $14^1/_2$ und 32° resp. 14 und $33^1/_2$° gewachsenen Keimlinge waren kaum merkbar verschieden, obgleich doch die Wachstumsgeschwindigkeit der Keimlinge bei den verschiedenen Temperaturen erhebliche Unterschiede zeigte.

Würde die Diastasebildung rein regulatorisch stattfinden, so hätten die bei 32° bezw. $33^1/_2$° gewachsenen Keimlinge mit 17 und $18^1/_2$ mm langer Plumula erheblich mehr Diastase enthalten müssen als die bei 14 oder $14^1/_2$° gewachsenen Keimlinge mit nur 5 und 4 mm langer Plumula. Die relativ hohen Temperaturen von 32 und $33^1/_2$°, die höher liegen als das Optimum für das Wachstum, aber niedriger als das Optimum für den Stoffwechsel (Atmung), haben also auf jeden Fall schädigend auf die Entstehung der Diastase eingewirkt, une es besteht daher keine volle Proportionalität mehr zwischen der Größe des Wachstums der Keimteile und derjenigen der Fermentbildung.

Es ist angeführt worden, daß die Extrakte der bei verschiedenen Temperaturen gewonnenen Keimlinge etwas abweichende Säurereaktion aufwiesen. Dazu sei noch bemerkt, daß in einem zweiten Versuch durch Hinzufügen sehr kleiner Mengen verdünnter Zitronensäure eine gleichmäßige Säurereaktion der Extrakte hergestellt wurde. Darauf ergab die Jodprobe im Verlauf der Stärkeumwandlung die gleichen Ergebnisse wie zuvor. Dieser Kontrollversuch zeigt, daß die Unterschiede im Säuregehalt die Diastasewirkung auf den Stärkekleister nicht wesentlich beeinflußt haben.

# IV. Abschnitt.

## Der Einfluß des Sauerstoffs auf die Diastasebildung.

Über die Bedeutung des Sauerstoffs für die Bildung der Diastase bestehen entgegengesetzte Meinungen. Seit Hüfner (1872) die Vermutung ausgesprochen hat, daß die Enzyme hauptsächlich durch Oxydation aus den Eiweißkörpern entstünden, ist diese Ansicht oft vertreten und durch Experimente unterstützt worden, so durch Wortmann (1882), Detmer (1883), Lintner (1886), Vines (1890/91), am ausgedehntesten durch Grüß (1896).

Dagegen findet sich in der Arbeit von Godlewsky und Polzeniusz „Über die intramolekulare Atmung von in Wasser gebrachten Samen und über die dabei stattfindende Alkoholbildung“ (1901) (S. 252) folgende Stelle: „Aus der eben besprochenen Identität der intramolekularen Atmung der Erbsensamen mit der alkoholischen Gährung ist der interessante Schluß zu ziehen, daß die Enzymbildung bei den höheren Pflanzen auch ohne Sauerstoffzutritt möglich ist.“

Um den bestehenden Widerspruch zu beseitigen, wiederholte ich die von Detmer im Jahre 1883 angestellten Versuche, auf die sich auch Grüß in den oben erwähnten „Beiträgen zur Physiologie der Keimung“ bezieht. Zu diesem Zweck wurden Samen, die in luftfreiem Wasser gequollen waren, zwei Tage in einer Wasserstoffatmosphäre gehalten und dann zugleich mit Keimlingen, die sich unter sonst gleichen Bedingungen in Luft entwickelt hatten, und mit ungequollenen Samen auf ihren Diastasegehalt geprüft.

Im speziellen war die Ausführung der Versuche die folgende: Zur Aufnahme der Samen, die zur Entfernung der anhaftenden Luft mehrmals mit ausgekochtem Wasser geschüttelt worden waren, dienten zwei retortenartige Glasgefäße von 90 ccm Inhalt, in deren erweiterten Teil die Untersuchungsobjekte gelangten. Die Retorten wurden völlig mit luftfreiem filtriertem Regenwasser angefüllt und so aufgestellt, daß die Öffnung der Retortenröhren unter Quecksilber tauchte. Die Untersuchungsobjekte blieben bei der Umstülpung der Retorten in deren erweitertem Teile liegen. Nachdem die Samen ungefähr 15 Stunden der Quellung überlassen worden waren, wurde das Wasser des einen Kolbens durch Wasserstoffgas, das des andern durch Luft verdrängt, bis auf einen kleinen über dem Quecksilber stehenden Rest, um schädigende Wirkungen von Quecksilberdämpfen auf die Keimlinge auszuschließen.

Die Darstellung des Wasserstoffs erfolgte im Kippschen Apparat aus verdünnter Schwefelsäure (zwei Teile Schwefelsäure : 1 Teil Wasser) und Stangenzink von Kahlbaum, das die Bezeichnung „Zn I für forensische Zwecke“ führt, also vor allem arsenfrei ist. Zur Reinigung des Wasserstoffs dienten zwei Waschflaschen, von denen die erste eine Kaliumpermanganatlösung, die zweite eine Lösung von Pyrogallussäure in $33^1/_3$ prozentiger Kalilauge enthielt. Beide Waschflaschen wurden nach höchstens zweimaliger Benutzung gereinigt und frisch gefüllt. Den Wasserstoff leitete ich stets erst in die Retorten ein, wenn der Kippsche Apparat mindestens $^3/_4$ Stunden in Tätigkeit gewesen war, damit das Gas sicher keinen Sauerstoff mehr enthielt.

Nach dem Einleiten von Wasserstoff respektive Luf blieben die Retorten unter Blechzylindern im warmen Zimmer zwei Tage lang stehen, und dann erfolgte die Untersuchung. Von den Samen im Luftraum hatte stets der größere Teil gekeimt, während im Wasserstoff die Samen natürlich nicht keimen. Es trat aber normale Keimung ein, wenn einige Samen aus der Wasserstoffatmosphäre auf feuchtes Filtrierpapier gelegt wurden, wie dies nach jedem Versuche geschah, um sicher zu sein, daß die Samen durch den Sauerstoffmangel nicht Schaden gelitten hatten.

Als Versuchsobjekte dienten zuerst Weizenkörner. Es wurden 20 ungequollene Körner, 20 aus der Wasserstoffatmosphäre und 20 Keimlinge mit bis 5 mm langer Plumula im Mörser mit je 20 ccm destilliertem Wasser kräftig zerquetscht. Die Körner zuerst zu trocknen ging nicht an, da sich dabei noch Diastase hätte bilden können. Nach zweistündiger Extraktion unter öfterem Umschütteln erfolgte die Filtration der Flüssigkeiten. Die Reaktion der Filtrate auf blaues Lackmuspapier erwies sich als eine schwach sauere. Manchmal waren geringe Abstufungen zu bemerken, in der Weise, daß das Filtrat der ungequollenen Körner die schwächste, das der Keimlinge die stärkste Rötung zeigte.

Einige Kubikzentimeter der Filtrate wurden nun mit der gleichen oder der halben Menge eines einprozentigen Stärkekleisters und mit ein paar Tropfen Toluol vermischt und in gewissen Zeiträumen auf ihr Verhalten gegen Jodlösung geprüft. Dabei ergab sich bei drei von fünf Versuchen, daß die Körner, die in Wasserstoff verweilt hatten, genau so viel Diastase enthielten wie die ungequollenen Körner, während die von Luft umgebenen Körner: Keimlinge! eine bedeutende Zunahme an Diastase zeigten.

In zwei Fällen enthielten allerdings die mit Wasserstoff behandelten Körner etwas mehr Diastase als die ungequollenen. Da der Unterschied in der Jodreaktion aber erst am 2. bezw. 3. Tage auftrat, so lag die Vermutung nahe, daß die Diastasebildung von Bakterien verursacht sein könnte. Es wurden daher bei den nächsten Versuchen die Körner vor dem Einquellen 1 bis 2 Minuten lang in einer Lösung mit 1 $^0/_{00}$ Sublimatgehalt geschwenkt und damit auch die Retorten ausgespült. Darauf zeigte sich kein Unterschied mehr im Diastasegehalt der ungequollenen Körner und derjenigen aus Wasserstoffatmosphäre. Die Unschädlichkeit des Sterilisierungsverfahrens ergibt sich daraus, daß die mit Luft sowie die mit Wasserstoff behandelten Körner, die später auf Filtrierpapier gelegt wurden, völlig normal keimten.

Für eine der Beobachtungsreihen sei der Gang der Reaktion speziell angegeben:

| | Ungequollene Körner | Wasserstoff-Körner | Keimlinge |
|---|---|---|---|
| nach 1 Stunde | violett | violett | braunrot |
| „ 18 Stunden | violett | violett | gelb |
| „ 82 „ | braunrot | braunrot | gelb |

Es ergibt sich also, daß die lufttrocknen Weizenkörner sehr wenig Diastase enthalten. Bei der Keimung in Luft wird viel Diastase produziert, während keine Diastasebildung eintritt, wenn die Untersuchungsobjekte in einer Wasserstoffatmosphäre verweilen. Dieses Resultat deckt sich völlig mit dem von Detmer 1883 erhaltenen.

Was die Deutung der tatsächlichen Beobachtungsergebnisse anbelangt, so kann sie eine verschiedene sein. Es ist möglich, daß die Enzymbildung nur deshalb an die Sauerstoffgegenwart gekettet ist, weil die Diastase allein durch Oxydation anderer Körper entstehen kann. Ferner wäre denkbar, daß der Sauerstoff für die Diastasebildung nur formale Bedeutung besitzt. Am meisten Wahrscheinlichkeit hat aber wohl die Auffassung, nach welcher die Sauerstoffgegenwart zunächst das Wachstum anregt, während dieses dann die Diastaseproduktion regulatorisch auslöst. Es ist natürlich für diesen Fall nicht ausgeschlossen, daß das Enzym als Oxydationsprodukt anderer Körper entsteht.

Übrigens sei hier noch bemerkt, daß die gewonnenen Erfahrungen natürlich zunächst nur für Weizenkeimlinge gelten. Es kann kaum bezweifelt werden, daß sie ebenfalls für die meisten andern Gewächse Gültigkeit haben, aber sie dürfen selbstverständlich nicht auf die Enzymbildung bei anaeroben Organismen übertragen werden.

Hier ist nun der Ort, auf die zu Anfang dieses Abschnittes erwähnte Angabe von Godlewsky und Polzeniusz zurückzukommen, nach welcher Erbsensamen auch bei Sauerstoffabschluß Diastase bilden sollen. Diese Forscher haben ihre Meinung freilich nicht durch Experimente begründet, glauben sie aber durch den Hinweis auf die wochenlang andauernde intramolekulare Atmung ihrer Untersuchungsobjekte stützen zu müssen. Sie meinen (S. 251): „Entweder gab es von Haus aus in den gereiften ruhenden Erbsensamen soviel Diastase, daß dieselbe mehr als die Hälfte ihrer Reservestärke zu verzuckern imstande war, oder diese Diastase hat sich erst während des Versuches, also ohne Sauerstoffzutritt, gebildet. Da die erste dieser Voraussetzungen kaum möglich zu sein scheint, so muß die zweite angenommen werden. Man muß danach annehmen, daß die Diastase auch bei vollkommenem Luftabschluß in den Pflanzen sich bilden und ihre Wirkung auf die Stärke ausüben kann.“

Nach meinen Erfahrungen bei Triticum dürfte eine solche Schlußfolgerung kaum zulässig sein, und in der Tat enthalten ruhende Erbsensamen, wie Versuche lehrten, eine nicht unerhebliche Menge des Enzyms, sodaß mit Stärkelösung gemischte Extrakte der Samen bereits nach $2^1/_2$ Stunden eine schwache und nach längerer Zeit eine viel lebhaftere Wirkung geltend gemacht hatten. Es ist daher wahrscheinlich, daß die in den ruhenden Erbsensamen vorhandene Diastasemenge genügt, um die Hydrolyse des Amylums in den Untersuchungsobjekten zur Unterhaltung der intramolekularen Atmung zu ermöglichen.

Es wurden auch Versuche mit Erbsen angestellt, die im gequollenen Zustande im Wasserstoff verweilt hatten. Leider ließ sich aber der Diastasegehalt dieser Untersuchungsobjekte nicht genau feststellen, da sich die Jodreaktion in diesem speziellen Falle aus nicht näher ermittelten Gründen als unbrauchbar erwies.

Im Anschluß an die vorstehenden Versuche über den Einfluß der Sauerstoffentziehung auf die Enzymbildung sind noch Beobachtungen angestellt worden, welche die Frage behandeln, in welcher Weise reiner Sauerstoff auf jenen Prozeß einwirkt.

Auch hier gelangten Weizenkörner wieder in einem retortenartigen Gefäß zur Quellung in Berührung mit Wasser. Nach ca. 16 Stunden wurde das Wasser durch Sauerstoff verdrängt, der mittelst Kalilauge und Schwefelsäure sorgfältig gereinigt war. Die Kontrollkultur in Luft wurde auf Filtrierpapier in einer Glasschale angesetzt. Es zeigte sich, daß die Plumulae bei beiden Kulturen ungefähr gleich lang, die Würzelchen dagegen bei den Sauerstoff-Kulturen im Durchschnitt länger waren als bei den Luftkulturen.

Das Ergebnis der Untersuchung war, daß sich wenigstens dann kein Unterschied in der Diastaseproduktion nachweisen ließ, wenn Keimlinge, die sich in freier Luft entwickelt hatten, mit solchen verglichen wurden, welche in einer genügend großen Retorte in reinem Sauerstoff zur Ausbildung gelangt waren[1]).

## V. Abschnitt.

### Die Wirkung des Äthers auf die Diastasebildung.

Für die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Wachstum und Diastasebildung war es von Interesse, Beobachtungen über die Wirkungsweise von Äther auf Keimpflanzen anzustellen, da mit Hilfe von Ätherdampf das Wachstum willkürlich beeinflußt werden kann. Zu dem Zweck gelangten Weizenkörner in eine Glasschale zwischen mehrere Lagen feuchten Filtrierpapieres. Diese stand in einem luftdicht schließenden Glaszylinder von $3^{1}/_{2}$ l Inhalt. An seinem Deckel hing ein kleines offenes Glasgefäß zur Aufnahme des Äthers, sodaß dieser sich bei seiner Verdunstung in der Luft des Apparates verbreiten konnte. Für die Kontrollkulturen wurde eine freistehende Glasschale benutzt, die mit einer Glasplatte bedeckt war. Die Gefäße standen unter Blechzylindern im warmen Zimmer 5 Tage lang.

Ich führte Versuche aus mit 2, 1 und $^{1}/_{2}$ ccm Äther. Im ersten Fall begannen nach 5 Tagen die Plumulae der Keimlinge eben durchzubrechen, während sie in den beiden andern Fällen bis 4, resp. bis 20 mm lang waren. Die Kontrollpflänzchen besaßen durchschnittlich 35 mm lange Plumulae. Die ätherisierten Keimlinge hatten ein bleicheres Aussehen und kürzere Wurzeln als die normalen.

Je 20 Keimlinge wurden getrocknet und gepulvert, mit je 20 ccm Wasser extrahiert und abfiltriert. Die Reaktion auf Lackmuspapier war bei den Extrakten der in reiner Luft und der mit $^{1}/_{2}$ ccm Äther gewachsenen Pflänzchen stärker sauer als bei den beiden andern Extrakten. Alle erhielten die 4fache Menge an 1 prozent. Stärkekleister zugesetzt. Die Umwandlung nahm folgenden Verlauf:

| | 2 ccm Äther | 1 ccm Äther | $^{1}/_{2}$ ccm Äther | Luft |
|---|---|---|---|---|
| nach 5 Minuten | blau | blau | violett | rotbraun |
| „ 10 „ | blau | blau | rot | hellbraun |
| „ 25 „ | blau | violett | braun | gelb |
| „ 45 „ | violett | rot | braungelb | — |
| „ $2^{1}/_{4}$ Stunden | violett | braun | gelb | — |
| „ 19 „ | rotbraun | gelb | — | — |
| „ 68 „ | braun | — | — | — |

---

[1]) Die Versuche mit reinem Sauerstoff konnte ich mit der freundlichen Erlaubnis von Herrn Professor Dr. Wolff im chemischen Institute der Universität Jena ausführen. Ich spreche dafür meinen herzlichsten Dank aus.

Diese Versuche bestätigen die bekannte schädigende Wirkung größerer Äthermengen auf das Wachstum. Sie lehren ferner, daß entsprechend einer solchen Wachstumsbeschränkung auch die Diastaseproduktion vermindert wird. Es darf aus der Koinzidenz der hier in Frage kommenden Prozesse wieder auf eine regulatorische Beeinflussung der Enzymbildung durch das Wachstum geschlossen werden. Denn nach den vorliegenden Erfahrungen wird der Stoffwechsel durch Äthermengen, wie sie bei diesen Versuchen zur Verwendung kamen, nicht gelähmt, sondern sogar in höchst eigenartiger Weise beschleunigt. Freilich sind die bezüglichen Erfahrungen nicht an Weizenkeimlingen sondern an andern Pflanzen gewonnen worden, indessen sie dürfen hier doch wohl aus naheliegenden Gründen herangezogen werden. Johannsen (1900) hat durch sehr interessante Untersuchungen festgestellt, daß durch genau ebenso große Äthermengen, wie sie in unsern Versuchen zur Anwendung gekommen sind, Zweige von Holzgewächsen sowie Zwiebeln zum abnorm schnellen Treiben gebracht werden können, wenn diese Objekte zunächst in einer ätherhaltigen Atmosphäre verweilen und nachträglich unter gewöhnlichen Bedingungen gehalten werden.

Höchst wahrscheinlich wird also das Ätherisieren an sich die Diastaseproduktion nicht beeinflussen, sondern nur durch Beschränkung des Wachstums indirekt auf den Verlauf der Enzymbildung regulatorisch einwirken.

## VI. Abschnitt.

### Die Wirkung von Säure auf die Diastase.

In Abschnitt I ist darauf hingewiesen worden, daß bei Versuchen mit diastasehaltigen Pflanzenextrakten stets besondere Rücksicht auf die Reaktion der Flüssigkeiten genommen werden muß. Liegen doch viele Erfahrungen darüber vor, daß sehr kleine Mengen freier Säure die Wirkung der Diastase erheblich beschleunigen können, während größere Säuremengen die Stärkeumwandlung durch Diastase verlangsamen. Mit Rücksicht auf diese Verhältnisse war es wichtig für mich, selbst Beobachtungen über die Säurewirkung auf das Enzym anzustellen, und zwar nicht nur auf die Sekretions- sondern auch auf die Translokationsdiastase, welch letztere nach der bezeichneten Richtung hin überhaupt noch nicht untersucht worden ist.

Ich arbeitete stets mit Zitronensäure, da unter den Bedingungen meiner Versuche nur der Einfluß organischer Säuren eine Rolle spielen konnte. Von der kristallisierten Zitronensäure wurde jedesmal eine

1 % Lösung frisch bereitet, die durch Verdünnen mit Wasser die gewünschten Konzentrationen lieferte.

Um dem Einwand, daß die Säure direkt hydrolysierend auf die Stärke wirke, von vornherein zu begegnen, sei angeführt, daß ein Kontrollversuch über den Einfluß der Säure auf Stärkekleister angestellt wurde, der ergab, daß unter den gewöhnlichen Versuchsbedingungen keine Veränderung des Stärkekleisters erfolgt.

Die Experimente mit Gerstenmalzdiastase ergaben eine Bestätigung der Angaben von Kjeldahl, Detmer, Baranetzky, Wortmann, Flügge und anderen. Es zeigte sich mit steigender Säuremenge eine zunehmende Beschleunigung der Stärkeumbildung durch das Ferment bis zu einem Höhepunkt, dann eine allmähliche Abnahme der gesteigerten Wirkungskraft bis zu einer Verzögerung, und schließlich natürlich einer Hemmung des diastatischen Prozesses.

Ein entsprechendes Resultat lieferten gekeimte, frisch zerriebene Weizenkörner, die ja auch Sekretionsdiastase enthalten. Bereits Reychler (1889) gibt eine Beschleunigung der Wirkung von Weizendiastase durch Säure an.

Ein ganz anderes Ergebnis wurde erhalten bei der Untersuchung von Translokationsdiastase, nämlich gar keine Beeinflussung durch kleine Säuremengen und Schädigung bei höheren Konzentrationen. Ich habe viele Versuche mit Blättern von Pisum sativum, Trifolium pratense, Medicago sativa, mit verschiedenen Konzentrationen der Blattextrakte sowohl wie der Säure angestellt und stets dasselbe Resultat erhalten.

Zur Veranschaulichung seien hier zwei Versuchsreihen mit Gerstenmalz- und Erbsenblätter-Diastase gegenübergestellt, bei denen das Verhältnis zwischen Extrakt und Stärkekleister so gewählt worden war, daß die Reaktion der beiden Diastasen ungefähr mit gleicher Geschwindigkeit verlief. Es wurden fünf Portionen (I—V) von je 20 ccm Stärkekleister hergestellt. I erhielt einen Zusatz von 6 ccm Wasser. II 6 ccm Wasser + $^5/_{16}$ mg Zitronensäure. III 6 ccm Wasser + $1\,^1/_4$ mg Zitronensäure. IV 6 ccm Wasser + 20 mg Zitronensäure. V 6 ccm Wasser + 60 mg Zitronensäure. Jede Portion bekam 4 ccm Malzextrakt zugesetzt. Dieser war bereitet aus 25 g Gerstenmalzpulver, das zwei Stunden lang durch 100 ccm Wasser extrahiert und nach der Filtration aufs dreifache mit Wasser verdünnt worden war.

Ferner wurden fünf Portionen von je 6 ccm Stärkekleister mit jedesmal 6 ccm Wasser gemischt, das dieselben Säuremengen enthielt, wie sie oben von I—V angegeben sind. Zu jeder Portion kam ein Zusatz von 18 ccm Erbsenblätterextrakt, gewonnen durch zweistündige Extraktion von 4 g Blattpulver mit 100 ccm Wasser.

Die Reaktionen nahmen folgenden Verlauf:

| | Malz | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V |
| nach 5 Minuten | blau | blau | violett | blau | blau |
| „ 10 „ | violett | rötlich violett | braunrot | blau | blau |
| „ 15 „ | rötlich violett | rotviolett | braun | blau | blau |
| „ 30 „ | rotviolett | rot | gelb | violett | blau |
| „ 45 „ | rot | braunrot | — | violett | schwach violett |
| „ 3½ Stunden | hellbraun | gelb | — | rotviolett | violett |
| „ 20 „ | gelb | — | — | rot | violett |

| | Erbsen | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V |
| nach 5 Minuten | sehr schwach violett | sehr schwach violett | sehr schwach violett | sehr schwach violett | blau |
| „ 20 „ | violett | violett | violett | violett | sehr schwach violett |
| „ 30 „ | rot | rot | rot | rotviolett | schwach violett |
| „ 40 „ | rotbraun | rotbraun | rotbraun | rotbraun | violett |
| „ 70 „ | braun | braun | braun | braun | rotviolett |
| „ 3½ Stunden | gelb | gelb | gelb | gelb | rot |

Dieses Resultat gestattet wohl die Annahme einer Verschiedenartigkeit im Verhalten von Sekretions- und Translokationsdiastase gegenüber Zitronensäure. Die Sekretionsdiastase reagiert sehr empfindlich auf kleinere Säuremengen, während sich die Translokationsdiastase sehr unempfindlich zeigt; sie wird durch kleinere Säuremengen überhaupt nicht beeinflußt.

Die Wirkung von Säure auf diastasehaltige Pflanzenextrakte macht sich auch geltend, wenn Bakterien in der Flüssigkeit enthalten sind. Folgender Versuch beweist dies: Ich ließ zwei Portionen Malzextrakt über Nacht stehen, von denen die eine etwas Toluol zum Ausschluß von Bakterien zugesetzt erhalten hatte. Am Morgen erwies sich der Auszug mit Toluol noch als schwach sauer, während der andere stärker sauer reagierte. Zugefügter Stärkekleister erfuhr eine Umwandlung in folgenden Zeiträumen:

| | Mit Toluol | Ohne Toluol |
|---|---|---|
| nach 10 Minuten | rot | bräunlichrot |
| „ 20 „ | bräunlichrot | braun |
| „ 40 „ | braun | gelb |

Neun Stunden später war die saure Reaktion des Extraktes ohne Toluol noch intensiver. Die Einwirkung auf Stärkekleister verhielt sich nun folgendermaßen:

| | Mit Toluol | Ohne Toluol |
|---|---|---|
| nach 9 Minuten | rot | blau |
| „ 20 „ | braunrot | schwach violett |
| „ 1¼ Stunde | gelb | rotviolett |

Wir finden hiernach dieselbe Erscheinung wie beim Zusatz freier Säure durch die von Bakterien produzierte Säure hervorgerufen: nämlich eine Förderung der Wirkung von Malzdiastase bei geringer Säureproduktion, eine Hemmung bei der Anwesenheit größerer von den Spaltpilzen erzeugter Säuremengen.

Diese letztere Erfahrung lehrt auch, daß die in dem angegebenen Versuch zuerst beobachtete Beschleunigung des diastatischen Prozesses mindestens nicht allein durch Diastaseproduktion seitens der Spaltpilze hervorgerufen worden sein kann.

## VII. Abschnitt.

### Die Diastase der Laubblätter.

In den bisherigen Abschnitten sind die Entstehungsbedingungen der Diastase nur in bezug auf Sekretionsdiastase behandelt worden. Wir wenden uns nunmehr der Translokationsdiastase zu, die bekanntlich besonders in Laubblättern angetroffen wird.

### a) Stärke- und Zuckerblätter.

Es ist bekannt, daß sehr viele Pflanzen ihre Assimilate hauptsächlich als Stärke in den grünen Blättern speichern. Manche Pflanzen sind dazu nicht befähigt; sie häufen vielmehr ihre Assimilate unter gewöhnlichen Umständen fast nur oder ausschließlich in Gestalt von Zuckerarten in ihren Assimilationsorganen an.

Es war nun von Interesse zu erfahren, ob die Diastaseproduktion in bestimmter Beziehung zum Stärkereichtum der Blätter steht. Zur Untersuchung dieser Frage wurden verschiedene Versuchsreihen angestellt, und zwar in der Weise, daß bei jedem Experiment einer stärkereichen Pflanze eine solche mit Zuckerblättern gegenüberstand. In einem Fall kamen drei Pflanzen zur vergleichenden Beobachtung, die eine Abstufung im Stärkegehalt aufwiesen.

Die Blätter einer Versuchsreihe wurden gleichzeitig an einem sonnigen Nachmittage gepflückt, gereinigt, von den stärkeren Rippen befreit und getrocknet (40—50 ° C). Die Untersuchung geschah nach der üblichen Methode, indem 1 g des Blattpulvers mit 25 ccm Wasser extrahiert wurde und je 10 ccm des daraus erhaltenen Filtrates 4 ccm $1\%$igen Stärkekleisters zugesetzt erhielten. Die Schnelligkeit der Umwandlung des Amylums, für welche die Jodprobe das Reagens bildete, diente dann als Maß für die Diastasenmenge. In bezug auf die angewendeten Vorsichtsmaßregeln vergl. den I. Abschnitt. Es mögen nun die Tabellen folgen:

1. Medicago sativa mit ziemlich viel Stärke.
   Canna ohne Stärke

| | Medicago | Canna |
|---|---|---|
| sofort | blau | blau |
| nach $^1/_4$ Stunde | violett | blau |
| „ 3 Stunden | braunviolett | blau |
| „ $16^1/_2$ „ | — | violett |
| „ 3 Tagen | — | braunviolett |

2. Tamus communis mit wenig Stärke.
   Iris germanica ohne Stärke

| | Tamus | Iris |
|---|---|---|
| sofort | blau | blau |
| nach 2 Stunden | violett | blau |
| „ $15^1/_2$ „ | rötlichbraun | violett |
| „ $18^1/_2$ „ | rötlichbraun | rötlichbraun |

3. Pisum sativum mit sehr viel Stärke.
   Mercurialis perennis mit ziemlich viel Stärke.
   Arum maculatum ohne Stärke.

| | Pisum | Mercurialis | Arum |
|---|---|---|---|
| sofort | blau | blau | blau |
| nach 80 Min. | braunviolett | blau | blau |
| „ 110 „ | braun | violett | blau |
| „ 5 Stund. | gelb | braunviolett | blau |
| „ 6 „ | — | braun | blau |
| „ 20 „ | — | gelbbraun | violett |
| „ 46 „ | — | — | braunviolett |

Diese drei Tabellen sprechen für eine regulatorische Diastasebildung in der Weise, daß der Diastasegehalt der Pflanzen abhängig ist von der Leichtigkeit, mit der die betreffenden Organismen Stärke bilden. Dieses Resultat steht im Einklang mit den Ergebnissen, die Brown und Morris 1893 in der Arbeit „The chemistry and physiology of foliage leaves“ (S. 641) veröffentlicht haben, welche ich kennen lernte, als meine Untersuchungen schon abgeschlossen waren. Die genannten Beobachter finden den höchsten Diastasegehalt in den stärkereichen Papilionaceen, den geringsten in den Liliaceen, die unter gewöhnlichen Umständen sehr schwierig Stärke bilden.

Nun ist aber zu bemerken, daß es Ausnahmen von dieser Regel gibt. So fand ich, wie die folgende Tabelle zeigt, bei Zea mays (ziemlich stärkereich) nicht mehr Diastase als bei Avena sativa, welche Pflanze in ihren Blättern kein Amylum führte.

| | Zea | Avena |
|---|---|---|
| sofort | blau | blau |
| nach 2 Stunden | violett | violett |
| „ 6 „ | braungelb | braungelb |

Dieses Ergebnis weist darauf hin, daß die Koinzidenz zwischen Stärke- und Diastasereichtum keine absolute ist. Es ließe sich die Hypothese aufstellen, nach welcher bei manchen Pflanzen mit Zuckerblättern, die also gar keine oder wenig Stärke in ihren Assimilationsorganen zu speichern vermögen, reichlichere Diastaseproduktion als Ausdruck erblich erworbener Eigenschaften der betreffenden Gewächse betrachtet werden könnte, so daß dadurch die Macht regulatorisch wirkender Prozesse in den Hintergrund gedrängt würde.

### b) Licht- und Schattenblätter.

Es wäre von großem Interesse, durch ganz direkte Beobachtung den regulatorischen Einfluß der Stärkebildung in den Blättern auf die Diastaseproduktion dieser Organe nachzuweisen. Man könnte z. B. daran denken, vergleichende Versuche an Pflanzen anzustellen, die sich bei Lichtzutritt in kohlensäurehaltiger und kohlensäurefreier Luft entwickelt haben. Solchen Experimenten gegenüber muß aber das Bedenken geltend gemacht werden, daß in der kohlensäurefreien Atmosphäre, weil die Assimilation ausgeschlossen ist, zugleich auch die Eiweißbildung beschränkt werden muß. Da nun die Eiweißstoffe höchst wahrscheinlich das Material zur Bildung der Fermente liefern, so könnte bei verminderter Diastaseproduktion in kohlensäurefreier Atmosphäre nicht mit Sicherheit auf die Wirksamkeit regulatorischer Prozesse geschlossen werden. Das erzielte Resultat wäre auf jeden Fall mehrdeutig. Es könnte durch mangelnde Stärkeanhäufung, ebensogut aber auch durch geringeren Eiweißgehalt der Blätter herbeigeführt worden sein.

Dagegen scheinen mir andere Beobachtungen einwandfrei zu sein, wenn es sich darum handelt, die regulatorische Wirkung der Stärkebildung auf die Diastase zu beobachten. Ich sammelte von einem großen Exemplare von Sambucus nigra am Nachmittag einmal Blätter, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt waren und, wie die Jodprobe ergab, viel Stärke enthielten, andrerseits Blätter von demselben Sambucus-Individuum, die im tiefen Schatten zur Entwicklung gekommen und stärkefrei waren. Diesen letzteren Organen mußte das erforderliche plastische Material in erster Linie von den gut beleuchteten Teilen der Pflanze zugeleitet worden sein, so daß sie sich infolgedessen normal entwickeln konnten. Die Beoachtungen über den Diastasegehalt der Blätter lieferten die folgenden Resultate:

| | Licht | Schatten |
|---|---|---|
| sofort | blau | blau |
| nach 2 Stunden | rotviolett | blau |
| „ 18 „ | gelb | rot |
| „ 38 „ | — | braun |

Ein zweiter Versuch zeigte genaue Übereinstimmung mit diesem Ergebnis, und wir dürfen also den Schluß ziehen, daß die Fermentbildung in der Tat durch die Stärkeproduktion regulatorisch beeinflußt wird.

### c) Weitere Beobachtungen über den Einfluß der Beleuchtungsverhältnisse auf die Diastasebildung.

In der Literatur liegen viele Angaben über den Einfluß der Beleuchtungsverhältnisse auf Diastaselösungen, also auf das aus der Pflanze isolierte Enzym, vor. In der Arbeit von Schmidt-Nielsen 1904 findet sich eine historische Übersicht dieser Experimente (S. 355). Bei den früheren Versuchen wurden die Diastaselösungen in Glasgefäßen dem Lichteinfluß ausgesetzt; die Ergebnisse können nicht als exakt betrachtet werden, nachdem Green 1894 darauf aufmerksam gemacht hat, daß Glas die ultravioletten Strahlen des Spektrums absorbiert, und daß gerade diese es sind, die einen zerstörenden Einfluß auf die Diastase ausüben. Green sagt in der Zusammenfassung seiner Resultate (S. 373): „Light, whether solar or electric, exercises a destructive effect upon diastase. The deleterious influence is confined to the rays of the violet end of the spectrum, the others being slightly favourable instead of destructive.“ Diese Resultate wurden bestätigt durch Schmidt-Nielsen 1904, der mit noch exakteren Methoden arbeitete als Green, und der ebenfalls fand, daß die zerstörende Wirkung der ultravioletten Strahlen die fördernde des übrigen Teiles des Spektrums übertrifft, so daß der Einfluß des Sonnenlichtes auf isolierte Diastase als ein schädigender bezeichnet werden muß. Ähnliches fand Hertel 1904.

Nach diesen Beobachtungen drängt sich die Frage auf, wie sich die Diastase in der Pflanze der Lichtwirkung gegenüber verhält. In diesem Sinne sind sehr genaue Experimente durch Brown und Morris angestellt worden. Die englischen Forscher prüften Laubblätter zu verschiedenen Tages- und Nachtzeiten auf ihren Diastasegehalt und kamen zu dem Ergebnis, daß der Diastasegehalt im umgekehrten Verhältnis zum Grade der vorausgegangenen Beleuchtung steht. Als Beispiel mögen folgende Angaben von Brown und Morris dienen (1893, S. 646): Blätter von Tropaeolum majus wiesen von 3 Uhr nachmittags bis 11 Uhr abends eine Vermehrung an Diastase von 70,3 Proz. auf. Nach 18 stündiger Verdunkelung hatten Tropaeolumblätter um 118,5 Proz. an Diastase zugenommen. Blätter von Hydrocharis morsus ranae, die nach voller Besonnung verdunkelt wurden, zeigten nach 47 Stunden eine Zunahme von 78,2 Proz., nach 96 Stunden eine solche von 153,1 Proz. Diastase.

Brown und Morris verwerten ihre Erfahrungen zu folgender Hypothese (S. 649): „As long as the conditions are favourable for assimilation, the leaf-cells are supplied with an abundance of newly assimilated materials, and so plentifully that the supply exceeds their powers of metabolism and translocation. The excess of nutritive material is in part at least deposited as starch. At this period there is little or no elaboration of diastase by the protoplasm, probably none at all in those cells in which starch deposition is in active progress. When the light fails and assimilation falls off, the living cells speedily use up or translocate the excess of the soluble assimilative products, e. g., cane-sugar, and begin to draw their supplies from the reserve of starch. To enable them to do this effectually, the somewhat starved protoplasm now commences to elaborate the needet diastase more rapidly, and this secretion becomes still more marked as the starvation point of the cell is neared.“

Diese Hypothese hat viel Wahrscheinliches für sich, sie enthält aber in einem Punkt eine Unsicherheit. Wenn nämlich die Diastase während jeder Periode der Dunkelheit, also über Nacht, zunimmt, so muß sie während der darauf folgenden Periode der Beleuchtung wieder abnehmen, wenn anders man sich nicht vorstellen soll, daß die Menge der Diastase in beständiger Vermehrung begriffen ist. Ein Nachweis hierüber wäre leicht anzustellen gewesen, wenn man die Bestimmung des Diastasegehaltes über mehrere Tage fortgesetzt hätte. Leider fehlen Angaben über derartige Versuche bei Brown und Morris, es geht aber aus ihren Worten hervor, daß sie sich eine beständige Zerstörung des Enzyms durch seine Wirksamkeit und damit eine auf die Zunahme folgende Abnahme denken. Wie man sich diese von Brown und Morris angenommenen Prozesse der Zerstörung der Diastase im Näheren zu denken hat, ist mir nach ihren Ausführungen nicht recht verständlich. Dagegen gewinnt man einen guten Einblick mit Rücksicht auf das Verhalten der Diastase in der Pflanze, wenn man mit Green eine Zerstörung des Enzyms durch das Licht annimmt. Danach würde mit dem Wechsel der Beleuchtung ein Wechsel des Diastasegehaltes in der Pflanze Hand in Hand gehen. Der „Hungerreiz“ ruft in der Nacht eine gesteigerte Diastaseproduktion hervor; am Tage wird die Diastasemenge in der Pflanze durch den zerstörenden Lichteinfluß wieder vermindert (Green). Auch diese Betrachtungsweise birgt freilich noch mancherlei Schwierigkeiten, denn aus unsern Versuchen geht z. B. hervor, daß die Stärkebildung, welche bei der Assimilation doch an das Licht gekettet ist, die Diastaseproduktion regulatorisch befördert, woraus folgt, daß die tatsächlich in den Blättern zu konstatierende Fermentmenge mindestens die Resultierende aus dem Zusammenwirken verschieden gerichteter Prozesse ist.

Nun habe ich, bereits ehe mir die Arbeiten von Brown und Morris und von Green bekannt waren, Versuche in demselben Sinne angestellt und bin zu anderen Ergebnissen gekommen als die genannten Forscher. Nachdem ich die bezeichneten Schriften kennen gelernt hatte, wiederholte ich die Experimente genau nach den Angaben von Brown und Morris mit allen Vorsichtsmaßregeln, abgesehen davon, daß ich statt der quantitativen Bestimmung die Jodmethode benutzte. Die letztere hat sich in allen bisherigen Versuchen als so scharf gezeigt, daß an ihrer Zuverlässigkeit nicht gezweifelt werden kann.

Ich arbeitete zunächst mit Erbsenblättern, die ich am Morgen und Abend, öfters mehrere Tage hintereinander, auf ihren Diastasegehalt untersuchte. Dabei fand ich stets am Abend großen Stärkereichtum, am Morgen wenig oder keine Stärke in den Blättern, die Diastasemengen aber waren entweder ganz gleich, oder sie wiesen so geringe Differenzen, bald im einen, bald im entgegengesetzten Sinne, auf, daß gar kein Wert auf diese Unterschiede gelegt werden konnte.

Als ich sah, daß Brown und Morris Tropaeolum zu ihren Versuchen verwendet hatten, glaubte ich zunächst, der Unterschied in den Resultaten sei vielleicht in einer Verschiedenheit zwischen diastasereichen und diastasearmen Pflanzen begründet, indem die Erbsenblätter stets genug Diastase besäßen, um ihren Stärkevorrat zu lösen, während bei Tropaeolum der am Tage vorhandene Diastasevorrat nicht ausreichte und deshalb während der Nacht vergrößert werden müßte. Doch ergaben die alsbald mit Tropaeolum majus angestellten Versuche dasselbe negative Resultat wie die Erbsen, nämlich gar keinen Unterschied im Diastasegehalt am Nachmittag und Morgen, sowie am Mittag und Abend. Indessen möchte ich auf diese Versuche mit Tropaeolum kein besonderes Gewicht legen, da sie nicht häufig genug wiederholt wurden und bei ihrer Ausführung vielleicht gewisse Fehlerquellen das Ergebnis ungünstig beeinflußt haben.

Ein anderes Resultat lieferten zunächst Versuche mit mehrtägiger Verdunkelung. Von den gleichen Gewichtsmengen beleuchteter und verdunkelter Erbsenblätter zeigten letztere eine deutliche Zunahme an Diastase. Jedoch die Überlegung, daß die Blätter während der Verdunkelung sehr viel Substanz veratmet haben mußten ohne sie ersetzen zu können und daß also auf gleiche Gewichtsmengen eine größere Anzahl der verdunkelten als der beleuchteten Blätter benutzt worden war, ließ die Verschiedenheit der Diastasemengen verständlich erscheinen. Ich stellte darauf einen Versuch in folgender Weise an: Von einem

Topf mit Erbsenpflanzen wurden Blätter abgeschnitten, aber jedesmal nur ein Blättchen der Blattpaare. Darauf brachte ich den Topf unter einem Blechzylinder in den Schatten, damit keine übermäßige Erwärmung einträte. Ein zweiter Topf blieb in voller Beleuchtung stehen. Nach zwei Tagen schnitt ich genau dieselbe Zahl der entsprechenden Paarlinge von den Pflanzen im verdunkelten Topf ab und darauf ebensoviel Blätter von ungefähr gleicher Größe der beleuchtet gebliebenen Pflanzen. Stärke war in den verdunkelten Blättern natürlich nicht vorhanden, während die zu Beginn des Versuches gepflückten Blätter viel, die beleuchtet gebliebenen ziemlich viel Stärke enthielten. Die Prüfung auf Diastase ergab bei diesem Versuch übereinstimmenden Gehalt in den drei Blattportionen.

Es zeigt sich also, daß zwischen den Resultaten der oben genannten englischen Forscher und meinen Ergebnissen entschiedene Abweichungen bestehen, zum mindesten soweit sich die Erfahrungen auf Erbsen beziehen, die von Brown und Morris allerdings nicht mit Rücksicht auf die Beeinflussung der Diastaseproduktion durch Beleuchtungsverhältnisse untersucht worden sind. Die Ursachen dieser Differenzen sind mir durchaus nicht verständlich, und es muß daher die auf jeden Fall sehr komplizierte Frage nach dem Einfluß der Beleuchtungsverhältnisse auf den Diastasegehalt der Pflanzen weiterhin eingehend studiert werden. Wir dürfen gewiß voraussetzen, daß die Resultate der sorgfältigen Arbeiten der genannten englischen Forscher für das von ihnen benutzte Material und für die Bedingungen, unter denen sie experimentierten, richtig sind; indessen ebenso sind auch die Ergebnisse meiner Studien zu beachten, und es kommt eben darauf an, die Ursachen zu ermitteln, welche die Verschiedenartigkeit der Beobachtungsresultate veranlassen können.

## VIII. Abschnitt.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Mit fortschreitender Keimung wächst die Menge der in den Keimpflanzen vorhandenen Diastase.

2. Wird das Wachstum des Embryo bei der Keimung beschränkt, so erfährt die Diastaseproduktion in der Keimpflanze eine Verminderung.

3. Die Diastasebildung in Keimlingen wird in erheblichem Maße von Temperaturverhältnissen beeinflußt. Erfolgt die Keimung z. B. bei $14\frac{1}{2}$, $25\frac{1}{2}$ und 32 ° C, so wird, entsprechend dem lebhaftesten Wachstum bei $25\frac{1}{2}$ °, auch bei dieser Temperatur die größte Diastasemenge erzeugt. Es existiert also offenbar ein Temperatur-Optimum für die Diastaseproduktion.

4. Ruhende Weizenkörner enthalten etwas Diastase. Verweilen gequollene Körner in reinem Wasserstoff, so erfolgt keine Diastasebildung, während sie bei Luftgegenwart in reichlichem Maße stattfindet.

5. Bei der Keimung von Weizenkörnern in Luft und in reinem Sauerstoff ist die Größe der Diastasebildung die gleiche.

6. Durch kleine Äthermengen in der Atmosphäre wird die Diastaseproduktion in den Keimlingen beeinflußt, in dem Sinne, daß steigende Äthermengen das Wachstum der Keimlinge einschränken und zugleich die Erzeugung des Enzyms vermindern.

7. Die Sekretionsdiastase wird in ihrer stärkeumbildenden Wirkung durch kleine Säuremengen erheblich gefördert. Schon 0,001 $^0/_0$ Zitronensäure steigert die Tätigkeit des Ferments merklich. Auf die Translokationsdiastase scheinen kleine Säuremengen keinen Einfluß auszuüben, und wenn sich dies Resultat weiterhin bestätigt, so wäre damit ein neuer und wesentlicher Unterschied im Verhalten von Sekretions- und Translokationsdiastase konstatiert. — Größere Säuremengen schädigen die Wirksamkeit sowohl der Sekretions- wie der Translokationsdiastase.

8. Wenn sich in diastasehaltigen Flüssigkeiten Bakterien entwickeln, so tritt zunächst eine Förderung der stärkeumbildenden Fähigkeit des Ferments, später eine Verlangsamung ein. Diese Erscheinungen beruhen hauptsächlich auf der Säureproduktion der Spaltpilze. Sie ist zunächst gering und wird später bedeutender, dadurch wird das Enzym in dem unter 7. bezeichneten Sinne beeinflußt.

9. Im allgemeinen enthalten Blätter, die bei der Assimilation leicht Stärke speichern, viel Diastase, während Zuckerblätter arm an dem Enzym sind. Diese Regel hat aber keine absolute Gültigkeit.

10. Stärkereiche gutbesonnte Blätter einer Pflanze sind diastasereich, während stärkefreie Schattenblätter desselben Pflanzenindividuums viel weniger Diastase führen. Daraus ergibt sich wieder eine Beziehung zwischen Stärke- und Enzymgehalt der Organe.

11. Nach den Ergebnissen verschiedener Untersuchungen sollen die Laubblätter bei Verdunkelung eine Zunahme an diastatischem Enzym erfahren. Durch meine Beobachtungen konnte keine direkte Beeinflussung des Diastasegehaltes der Blätter (Pisum sativum) durch Beleuchtungsverhältnisse ermittelt werden. Die gesamten hier in Betracht kommenden Fragen sind aber so verwickelt, daß weitere eingehende Untersuchungen auf diesem Gebiet notwendig erscheinen.

12. Im allgemeinen darf aus den vorliegenden Untersuchungen wohl der Schluß gezogen werden, daß die Diastasebildung in den höheren Pflanzen, wenn nicht ausschließlich, so doch wesentlich, regulatorisch gelenkt wird. Lebhafteres Wachstum und größerer Stärke-

gehalt der Zellen dürfen als jene Momente betrachtet werden, welche die Enzymerzeugung regeln.

---

## Literaturnachweis.

Brown and Heron (1879). Contributions to the history of starch and its transformations. Journal Chem. Soc. Trans., Vol. CXCIV.

Brown and Morris (1890). On the germination of some of the Gramineae. Journal Chem. Soc. Trans., Vol. LVII.

Dies. (1893). A contribution to the chemistry and physiology of foliage leaves. Journal Chem. Soc. Trans., Vol. LXIII.

Clausen (1890). Das Optimum der Atmung. Landw. Jahrb., Bd. XIX.

Czapek (1905). Biochemie der Pflanzen. Jena.

Detmer (1880). Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen. Jena.

Ders. (1883). Über die Entstehung stärkeumbildender Fermente in den Zellen höherer Pflanzen. Bot. Ztg., Bd. XLI.

Ders. (1884). Über Fermentbildung und fermentative Prozesse. Jena.

Effront-Bücheler (1900). Die Diastasen und ihre Rolle in der Praxis. Leipzig und Wien.

Fermi (1892). Beitrag zum Studium der von den Mikroorganismen abgesonderten diastatischen und Inversionsfermente. Centralbl. f. Bakt., Bd. XII.

Fermi und Pernossi (1894). Über die Enzyme. Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankheiten. Bd. XVIII.

Flügge (1896). Die Mikroorganismen. 3. Aufl.

Godlewski und Polzeniusz (1901). Über die intramolekulare Atmung von in Wasser gebrachten Samen und über die dabei stattfindende Alkoholbildung. Bulletin de l'Acad. des Sciences de Cracovie.

Green (1893). On vegetable ferments. Ann. of Bot., Vol. VII.

Ders. (1894). The influence of light on diastase. Ann. of Bot., Vol. VIII.

Ders. (1897). On the action of light on diastase. Phil. Trans., Vol. CLXXXVIII.

Green-Windisch (1901). Die Enzyme. Berlin.

Grüß (1894). Über das Verhalten des diastatischen Enzyms in der Keimpflanze. Pringsheims Jahrb., Bd. XXVI.

Ders. (1895) Die Diastase im Pflanzenkörper. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft., Bd. XIII.

Ders. (1896). Beiträge zur Physiologie der Keimung. Landw. Jahrb., Bd. XXV.

Hansteen (1894). Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Flora, Bd. LXXIX.

Hertel (1904). Über Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschr. f. allg. Physiol. (Verworn.) Bd. IV.

Höber (1902). Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig.

Hüfner (1872). Untersuchungen über ungeformte Fermente und ihre Wirkungen. Journal f. prakt. Chem. N. F., Bd. V.

Johannsen (1900). Das Ätherverfahren beim Frühtreiben. Jena.

Jost (1904). Pflanzenphysiologie. Jena.

Katz (1898). Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI.

Kjeldahl (1879). Recherches sur les ferments producteurs de sucre. Résumé du compte-rendu des traveaux du laboratoire de Carlsberg. Zitiert aus Arthur Meyer. Stärkekörner. 1895.

Krabbe (1890). Untersuchungen über das Diastaseferment unter spezieller Berücksichtigung seiner Wirkung auf Stärkekörner innerhalb der Pflanze. Pringsheims Jahrb., Bd. XXI.

Lintner (1886 und 1887). Studien über Diastase. Journ. f. pr. Chem., Bd. XXXIV u. XXXVI.

Linz (1896). Beiträge zur Physiologie der Keimung von Zea Mais. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXIX.

Loeb (1806). Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.

Mayer, Adolf (1882). Die Lehre von den chemischen Enzymen.

Meyer, Arthur (1895). Stärkekörner. Jena.

Oppenheimer (1900). Fermente. Leipzig.

Pfeffer (1895). Über die Elektion organischer Nährstoffe. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXVIII.

Ders. (1896). Über die regulatorische Bildung von Diastase. Ber. d. math.-physik. Klasse der Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig.

Ders. (1897). Pflanzenphysiologie. Bd. I, 2. Aufl.

Puriewitsch (1897). Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXI.

Reychler (1889). Über künstliche Diastase. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. Bd. XXII, 1.

Schimper (1885). Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg., Bd. XLIII.

Schleichert (1893). Die diastatischen Fermente der Pflanzen.

Schmidt-Nielsen (1904). Die Enzyme, namentlich das Chymosin, Chymosinogen und Antichymosin in ihrem Verhalten zu konzentriertem elektrischem Licht. Beitr. z. chem. Physiol. u. Phatol. (Hofmeister). Bd. V.

Tammann (1889). Über die Wirkung der Fermente. Zeitschr. f. physik. Chem., Bd. III.

Vines (1890/91). On the presence of a diastatic ferment in green leaves. Ann. of Bot., Vol. V.

Went (1901). Über den Einfluß der Nahrung auf die Enzymbildung durch Monilia sitophila (Mont.) Sacc. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVI.

Wortmann (1882). Untersuchungen über das diastatische Ferment der Bakterien. Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. VI.

Ders. (1890). Über den Nachweis, das Vorkommen und die Bedeutung des diastatischen Enzyms in den Pflanzen. Bot. Ztg., Bd. XLVIII, No. 37—41.

---

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Fig 1

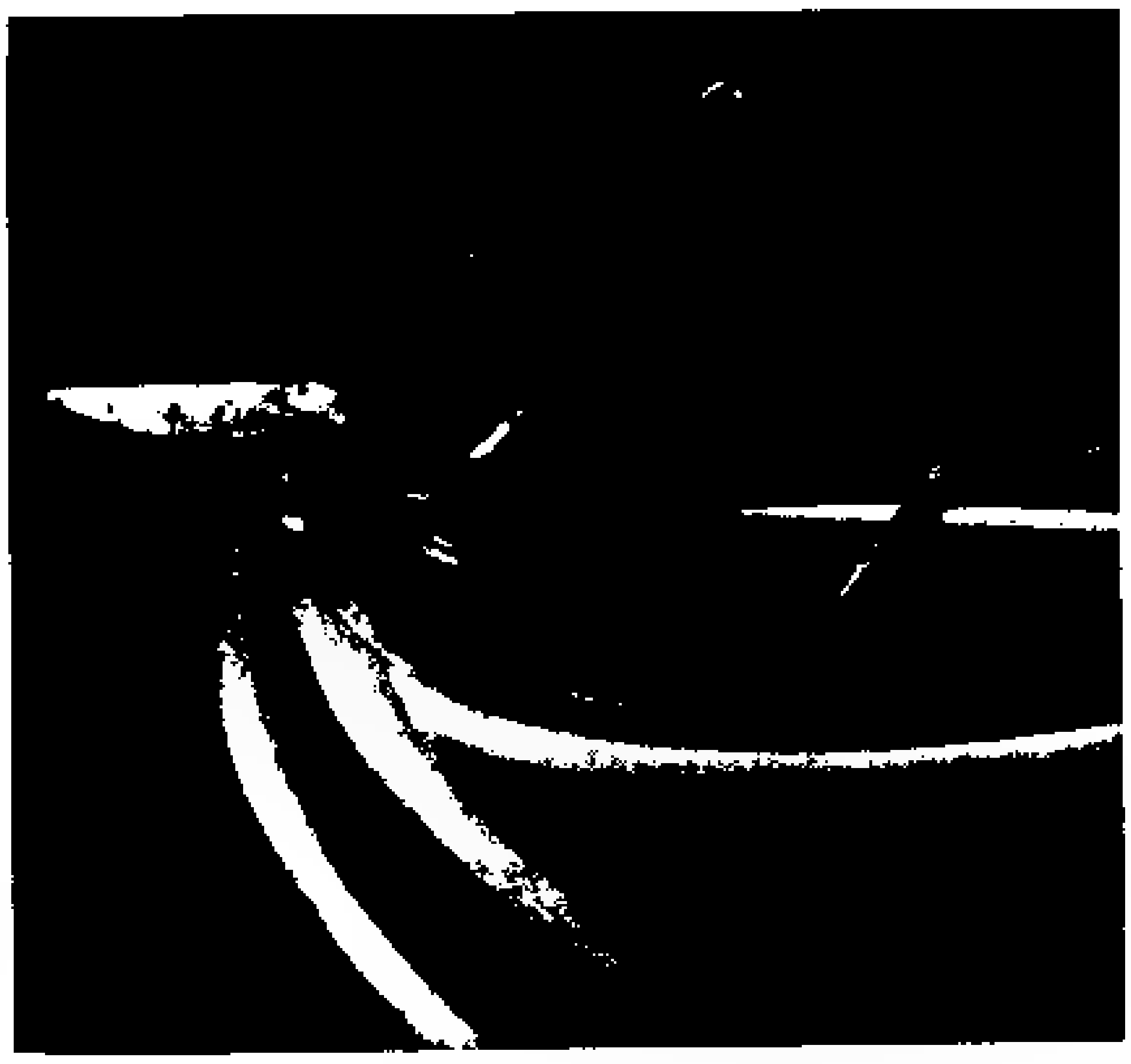


Fig. 2.

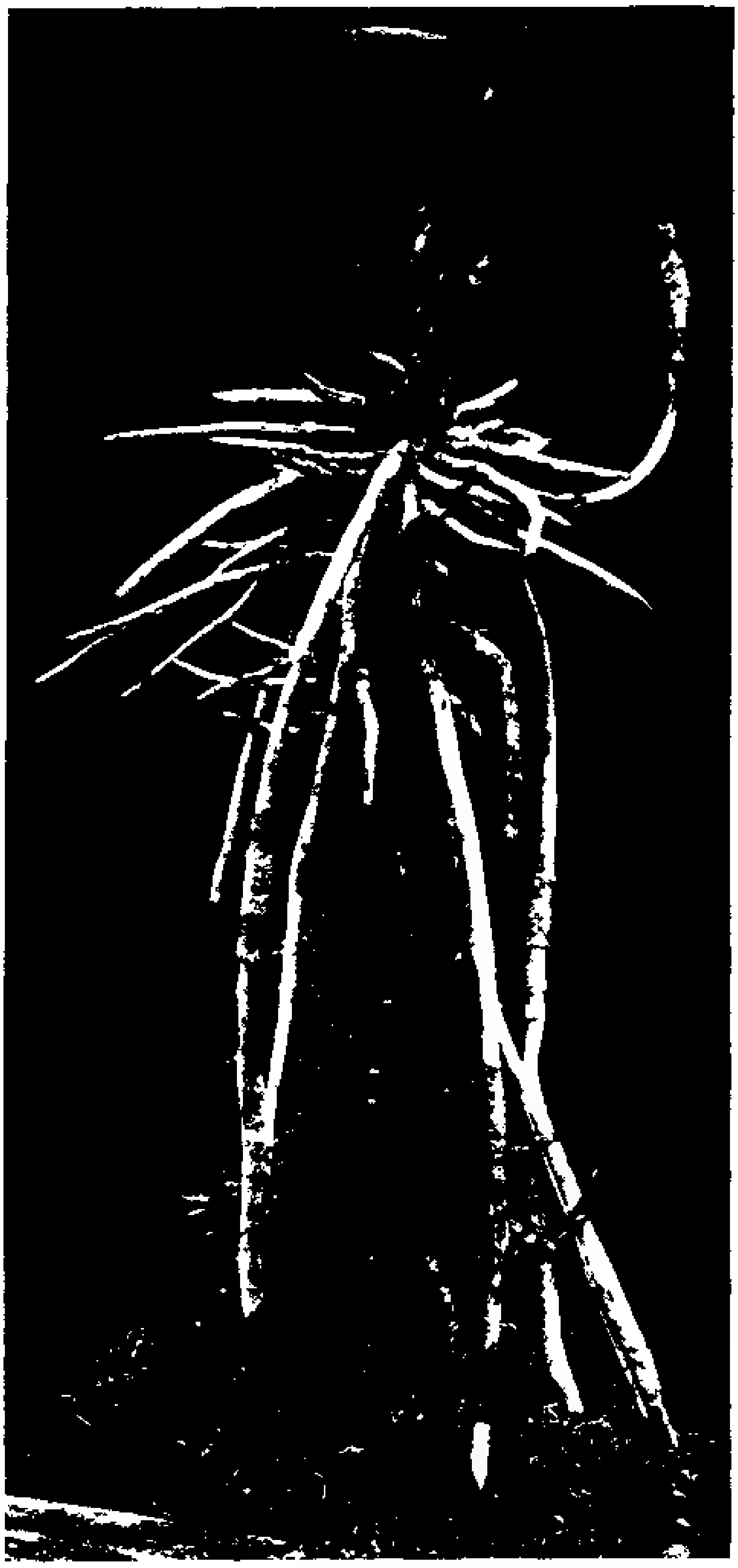
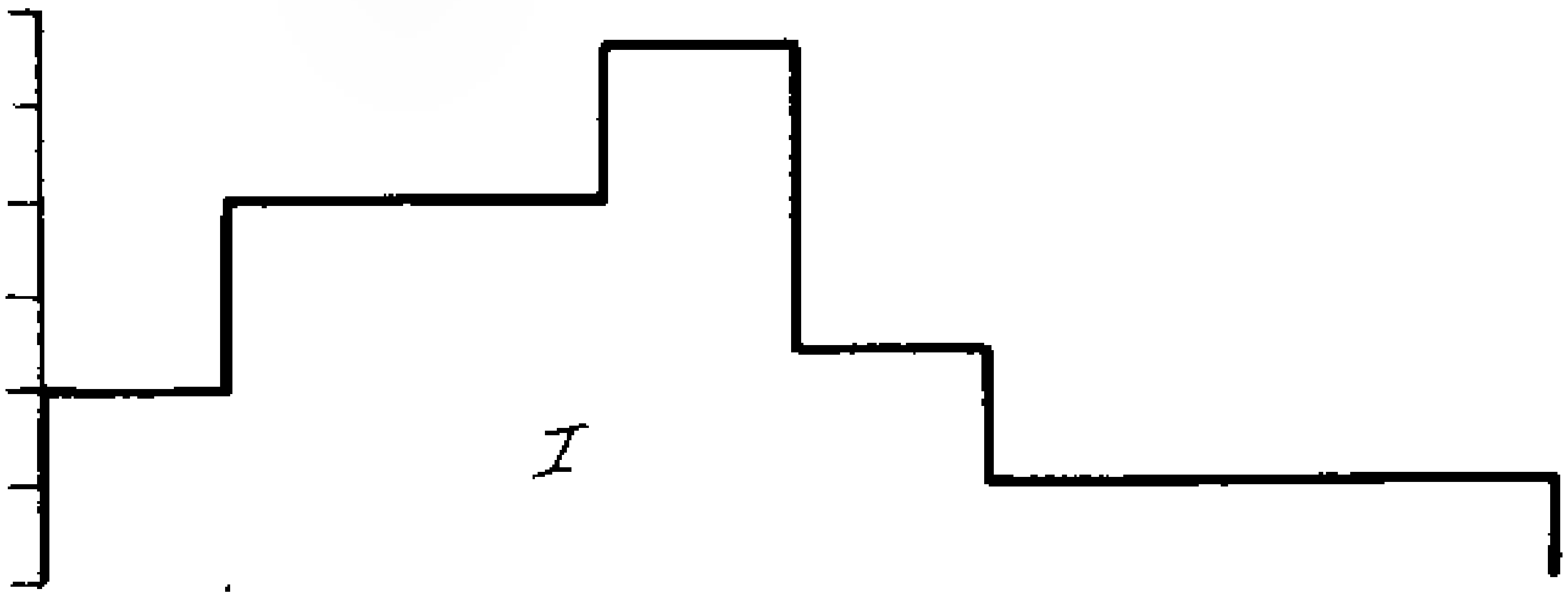
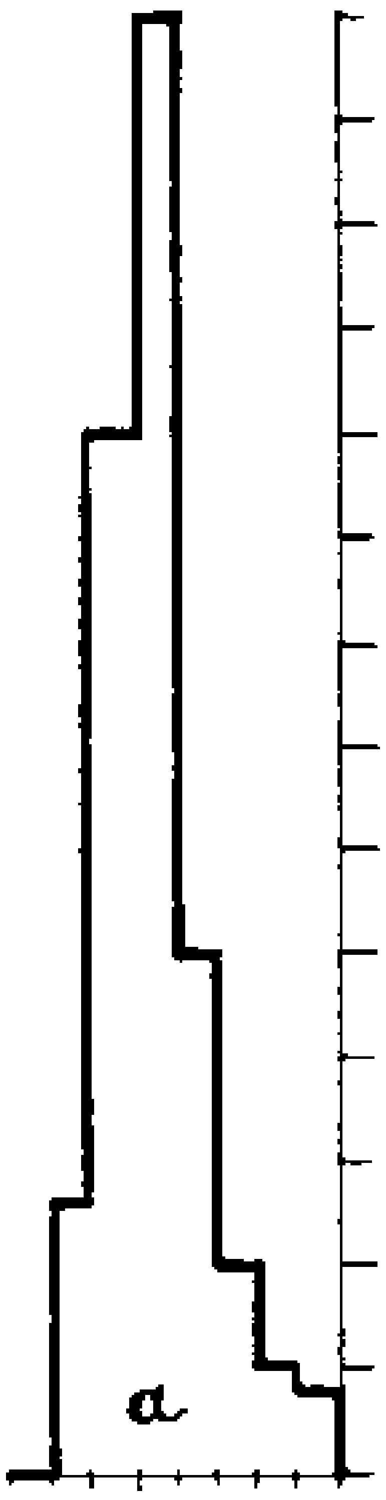
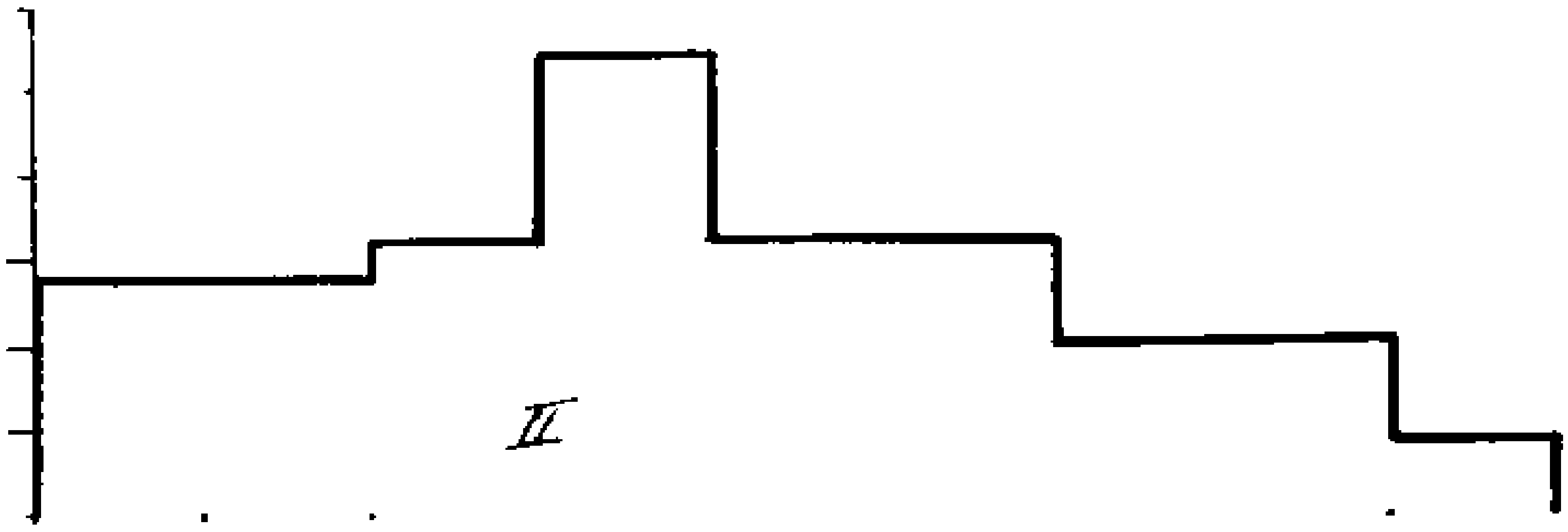


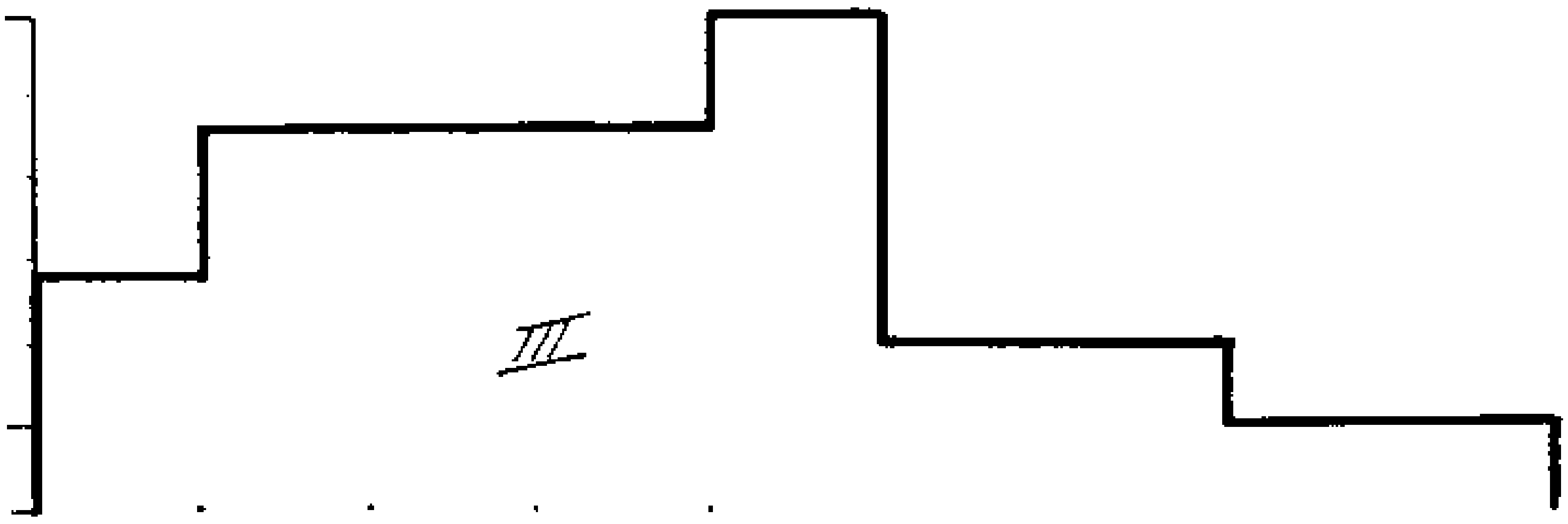
Fig 3.

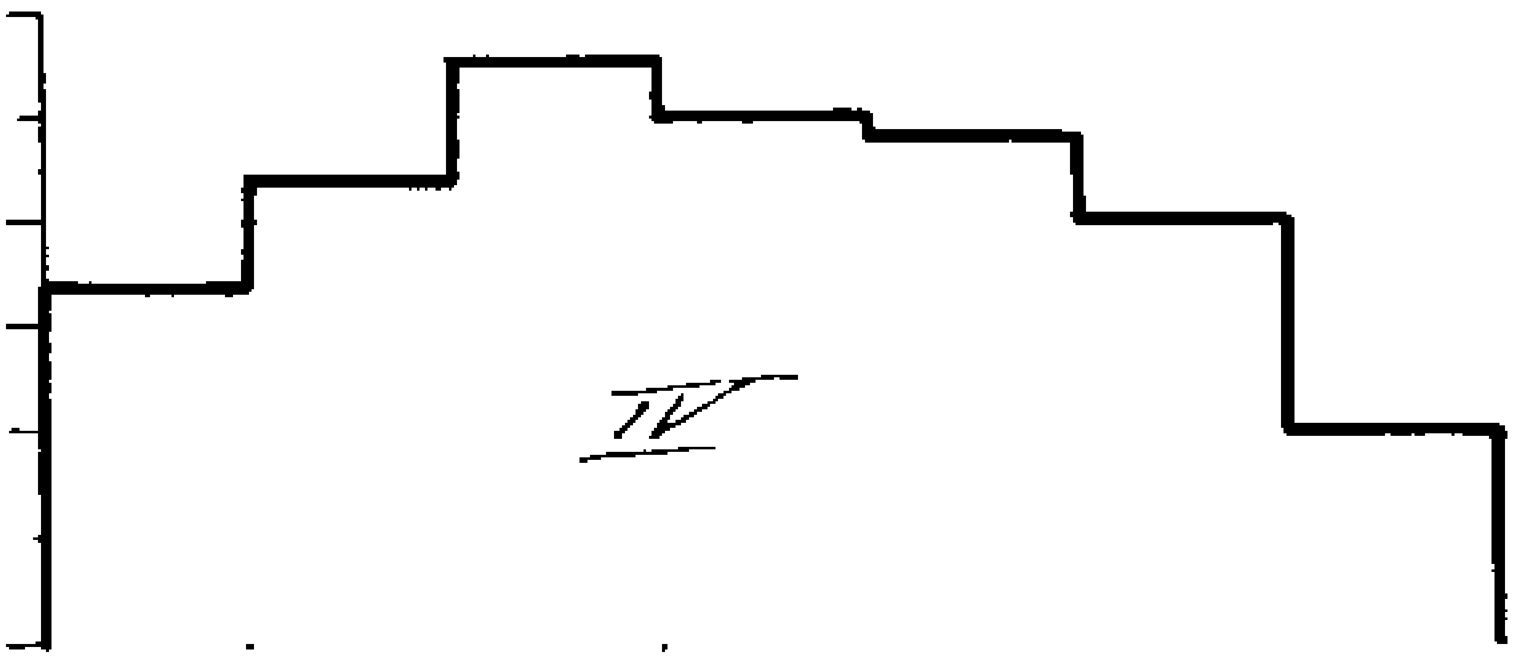
Verlag von Gustav Fischer in Jena

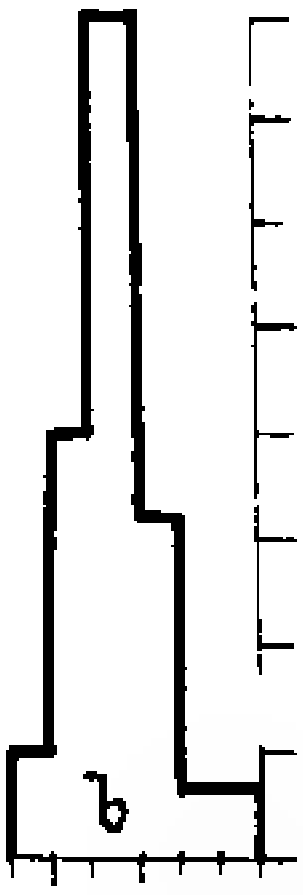


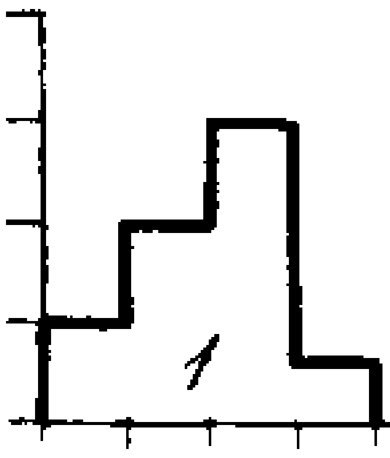


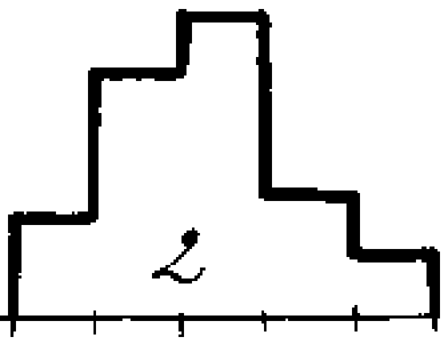


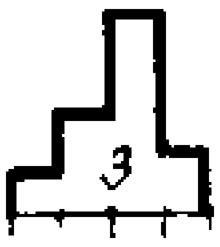


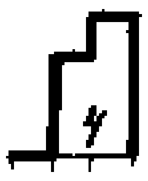












Verlag von Gustav Fischer in Jena

Flora Jahrg. 1907 Band 97. Taf. XI.

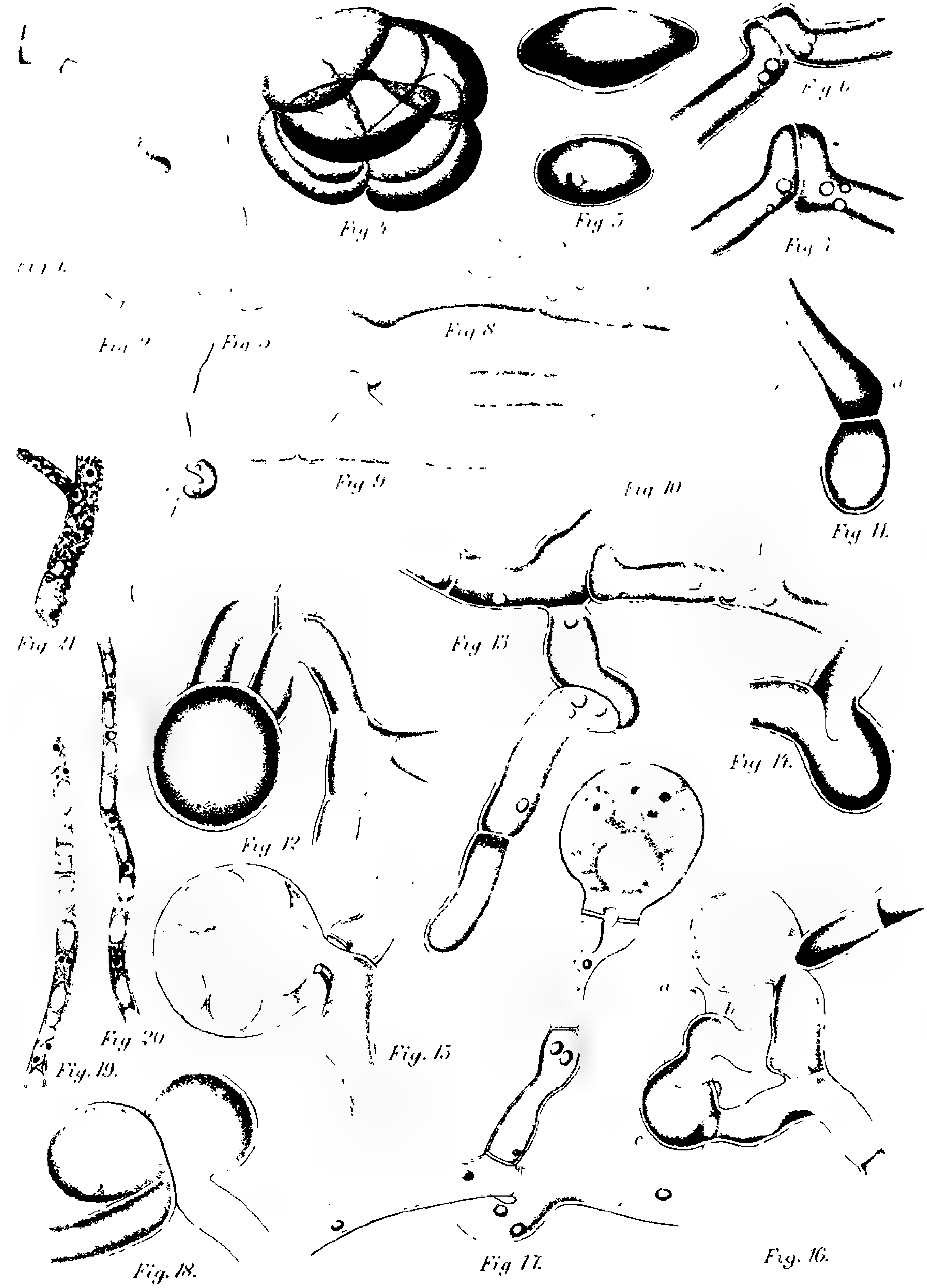


Fig 1.
Fig 2
Fig 3
Fig 4
Fig 5
Fig 6
Fig 7
Fig 8
Fig 9
Fig 10
Fig 11.
a
Fig 12
Fig 13
Fig 14.
Fig. 15
Fig. 16.
a
b
c
Fig 17.
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig 20
Fig 21

Gustav Fischer.

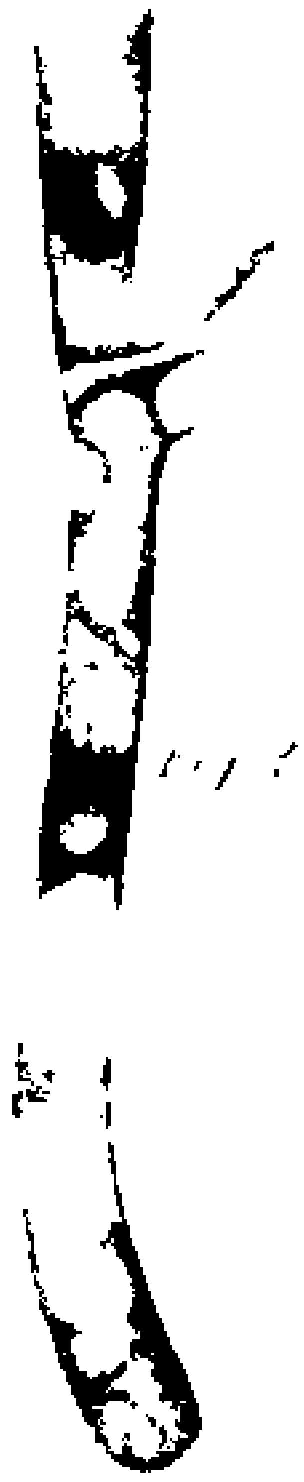


Fig 22

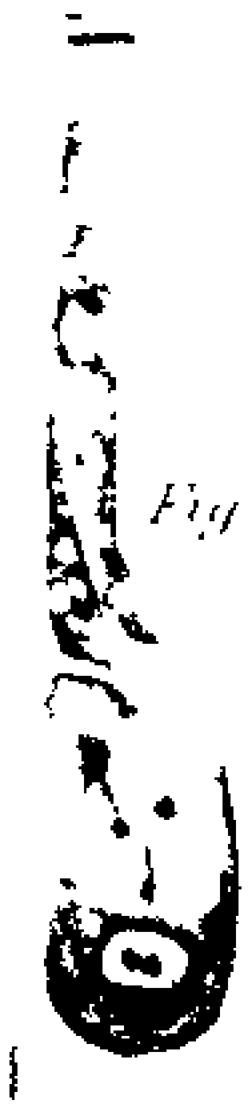


Fig 29

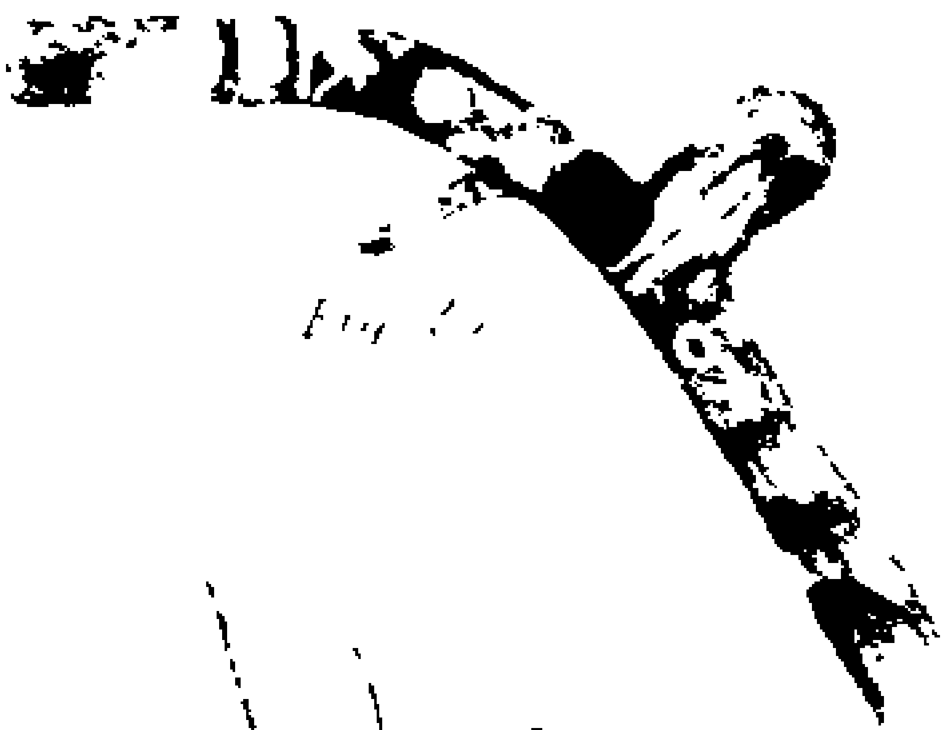


Fig 24

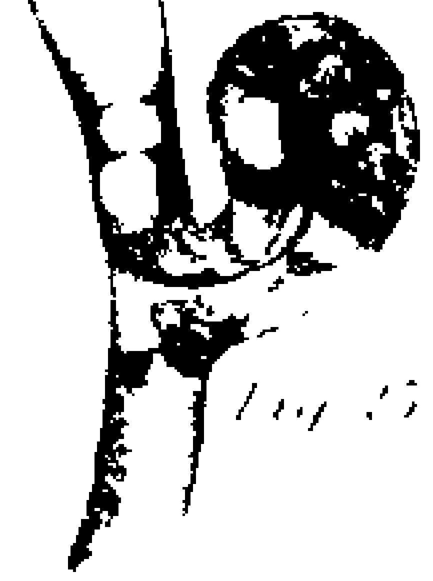


Fig 25

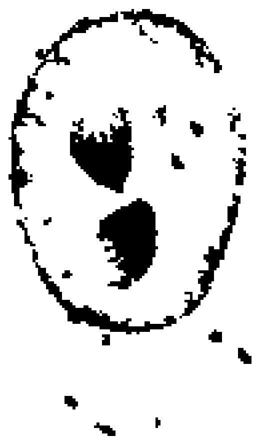


Fig 31

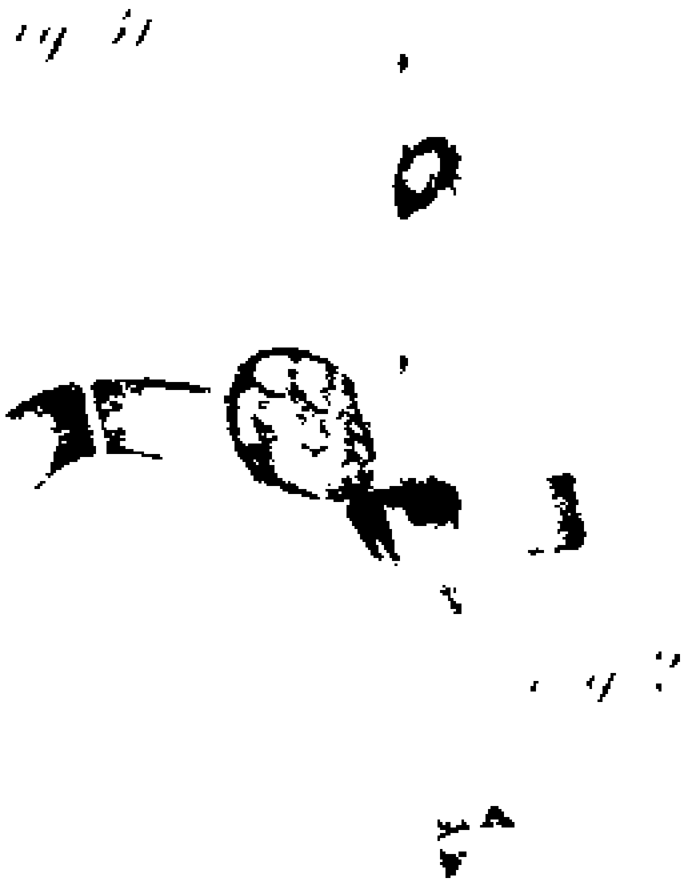


Fig 23

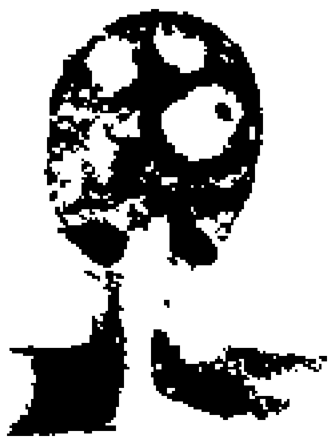


Fig 26

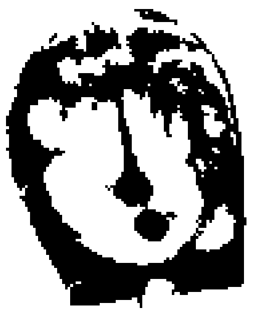


Fig 30

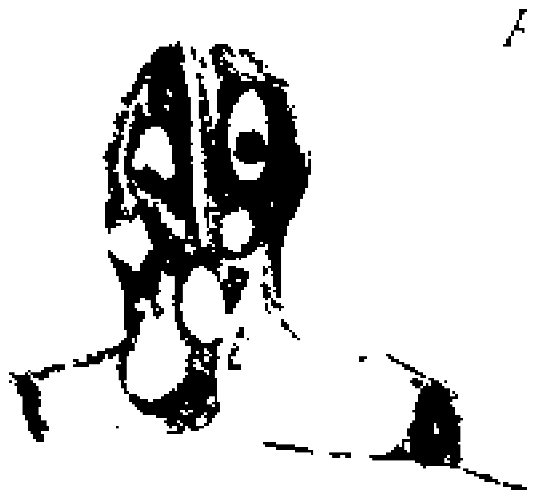


Fig 27

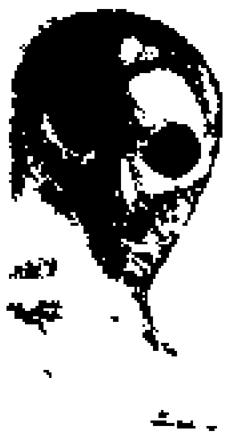


Fig 28

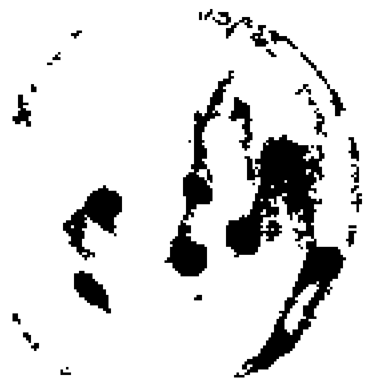


Fig 32

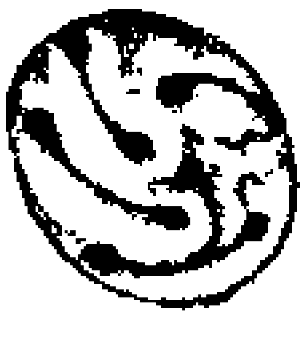


Fig 33

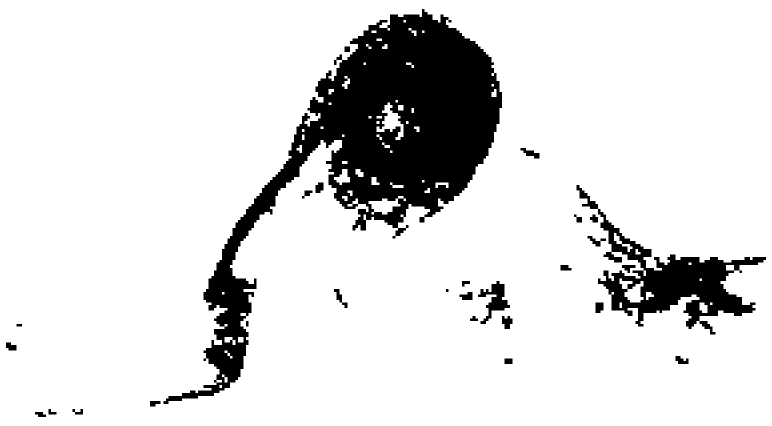


Fig 38

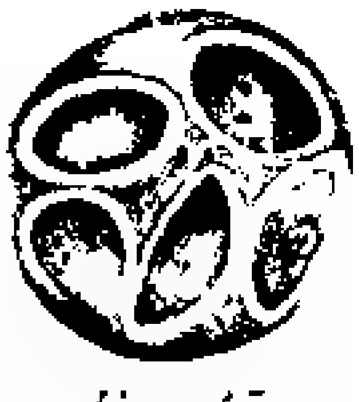


Fig 35

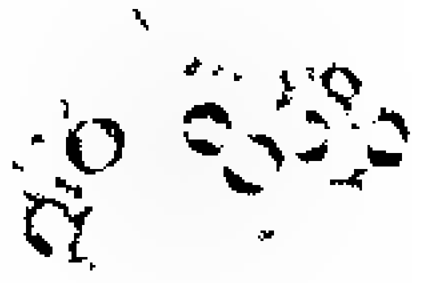


Fig 34

Fig 36

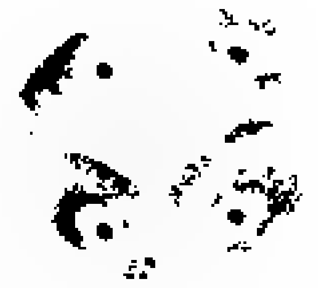


Fig 37

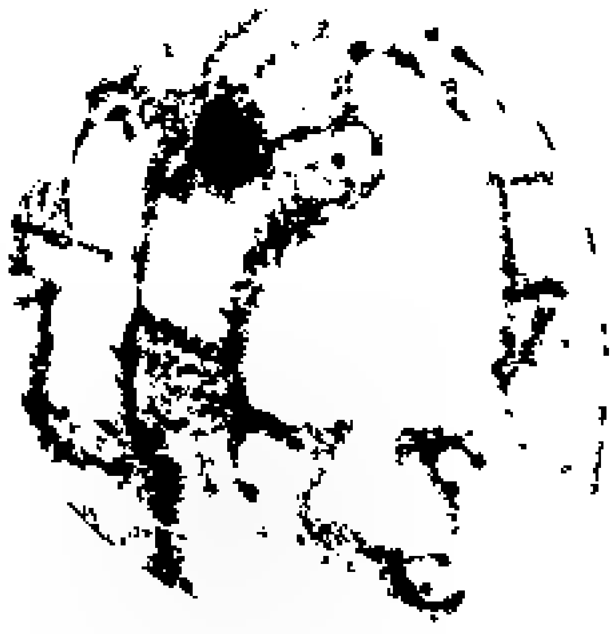


Fig 39

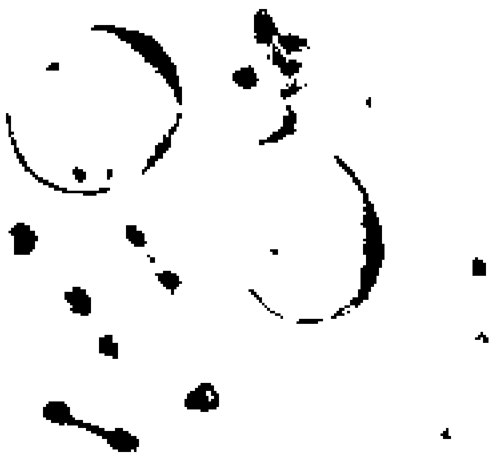


Fig 40

**Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.**

# Vorlesungen
über
# Deszendenztheorien
mit
**besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage**
gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.
Von
**Dr. J. P. Lotsy.**

Erster Teil.

Mit 2 Tafeln und 124 Textfiguren. — Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische Zeitung 1906, No. 5:

. . . Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum übersehbar, und deshalb ist Lotsys Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freuden zu begrüßen.

Frankfurter Zeitung 1906:

. . . Es kann also das Buch allen denen empfohlen werden, die *sich für die Theorien von der Entstehung* der Arten der Anpassung der Variation und Vererbung interessieren.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., Bd. V, No. 25:

Das Buch Lotsys ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfange der Lotsyschen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

# Vorträge über botanische Stammesgeschichte
gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.
Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik.
Von **Dr. J. P. Lotsy.**

Erter Band: **Algen und Pilze.**

Mit 430 Abbildungen im Text. — Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Siphonomycetes. 5. Multizelluläre *monoenergide* Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Pletascienae. 21. Pyrenomyceten u. Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Eutuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. — Namenregister. — Sachregister.

# Für Flora-Abonnenten!

Von der **Flora,** herausgegeben von Prof. Dr. K. Goebel in München, liefern wir die in unserem Verlage erschienenen **Bände 72—95** (1889—1905) **mit Ausnahme der vergriffenen Ergänzungsbände zum Jahrgange 1894 und 1895** statt M. 400,—

**zum Ausnahmepreise von M. 300,— netto**

soweit unsere nur noch geringen Vorräte dies gestatten. Bemerkt sei dazu, daß mit Band 72 die Redaktion des Herrn Prof. Goebel begonnen hat, damit also eine neue Serie beginnt.

Kleinere Serien von Bänden sind wir bereit, ebenfalls zu ermäßigten Preisen auf Grund besonderer Vereinbarungen und nach Maßgabe unserer Vorräte abzugeben.

**Marburg** in Hessen.

**N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung.**

---

*Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

## Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java.

Von Dr. **W. Detmer,** Prof. an der Universität Jena.

Mit einer Tafel. Preis: 2 Mark 50 Pf., geb. 3 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Über einige wirtschaftliche Verhältnisse Javas. 2. Das Produktionsvermögen der Pflanzen und klimatische Verhältnisse in Java und Mitteleuropa. 3. Einiges über den Boden Javas. 4. Der Reisanbau der Eingeborenen Javas. 5. Die Kultur des Teestrauches nebst Bemerkungen über die „Indigofrage" in Java. 6. Die Kultur des Kakaobaumes auf Java. 7. Die Kultur des Fieberrindenbaumes auf Java. 8. Der botanische Garten zu Buitenzorg. 9. Vergleichende physiognomische Studien über brasilianische und javanische Urwälder. 10. Vergleichende Beobachtungen über Stärke- und Zuckerblätter tropischer sowie einheimischer Pflanzen. 11. Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und Jena. 12. Kautschukgewinnung in Singapore.

## Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie.

**Ein Beitrag zur „phylogenetischen Pflanzenhistologie".**

Von Dr. **Otto Porsch,** Assistent am botan. Inst. der K. K. Universität in Wien.

Mit 4 Tafeln und 4 Abbildungen im Text. Preis: 8 Mark.

Österreich. Botan. Zeitschrift 1905, No. 12:

Das Buch ist eine schöne Leistung, die zu weiterem Verfolgen des eingeschlagenen Weges ermutigt.

---

☛ Diesem Hefte liegt ein Prospekt der Verlagsbuchhandlung **Wilh. Engelmann, Leipzig,** bei, welcher geneigter Beachtung empfohlen wird.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

# FLORA

ODER

# ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

**97. BAND. JAHRGANG 1907. VIERTES HEFT.**

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 2 TAFELN UND 8 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1907.

ERSCHIENEN AM 22. JULI 1907.

# Inhaltsverzeichnis.

Seite

REICHE, K., Bau und Leben der hemiparasitischen Phrygilanthus-Arten Chiles. Mit Tafel XIII u. XIV . . . . . . . . . . . . 375—401

KANNGIESSER, FRIEDERICH, Über Lebensdauer der Sträucher. Mit 2 Abbildungen im Texte . . . . . . . . . . . . . . . . 401—420

RENNER, O., Über die weibliche Blüte von Juniperus communis. Mit 6 Abbildungen im Texte . . . . . . . . . . . . . . . 421—430

---

**Karl W. Hiersemann in Leipzig, Königsstraße 3.**

Buchhändler u. Antiquar. Telegr.-Adr.: Buchhandlung Hiersemann Leipzig.

Ich beehre mich anzuzeigen, daß folgendes Monumentalwerk mit sämtlichen Restbeständen in meinen Verlag übergegangen ist:

**Martius, C. F. Ph. de. Eichler, A. G., et I. Urban, Flora Brasiliensis.** Enumeratio plantarum in Brasilia hactenus detectarum. 15 vol. 130 fasciculi. Summa indicibus exclusis 20733 pag., 3811 tab. Folio. München und Leipzig 1840—1906.

**Preis des kompletten Werkes Mk. 6000,—.**

Um die Anschaffung des vollständigen Werkes zu erleichtern, bin ich bereit, es auch jetzt noch auf Subskription abzugeben, dergestalt, daß der Kaufpreis auf Jahre verteilt und je nach der Höhe der jährlich übernommenen Ratenzahlungen ein entsprechender Teil in Fascikeln, von 1 anfangend, geliefert wird.

Auch werden, nach Fertigstellung des Neudrucks verschiedener Teile, einzelne Fascikel apart behufs Vervollständigung inkompletter Exemplare abgegeben.

*Ausführliche Prospekte stehen auf Verlangen gratis und franko zu Diensten.*

---

**N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung in Marburg.**

Bis auf weiteres liefern wir

**Pflanzenbiologische Schilderungen.**

Von

**K. Goebel.**

2 Teile. Mit 31 Tafeln und zahlreichen Holzschnitten.

Statt Mk. 38,— zu **Mk. 15,—.**

*Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage.*

# Bau und Leben der hemiparasitischen Phrygilanthus-Arten Chiles.

Von **K. Reiche.**

Mit Tafel XIII u. XIV.

(Mitteilung aus dem Museo Nacional zu Santiago de Chile.)

**Literatur.** De Candolle, Prodr. IV (1830), pag. 307 etc. Gay, Cl., Botanica III (1847), pag. 153. Karsten, H., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Loranthaceen. Bot. Ztg., X (1852), Spalte 305. Graf Solms, Über den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. Pringsh. Jahrb. VI (1868). Das Haustorium der Loranthaceen. Abhdlgn. d. naturf. Ges. zu Halle, XIII, pag. 237—276 (in Chile unzugänglich). Eichler, W., Flor. bras. V, pars II (1868); Blütendiagramme II (1878), pag. 546. Marktanner-Turneretscher, G., Zur Kenntnis des anatomischen Baues unserer Loranthaceen. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 91 (1885). Engler, A., Loranthaceen in Natürl. Pflanzenfam., III, 1 (1894), pag. 178 und Nachträge (1897), pag. 133. Die neueren Arbeiten van Tieghems sind mir nur bekannt aus Just, Botan. Jahresber. und Englers Überarbeitungen l. c.

Im 93. Bande der „Flora“ (1904) hatte ich die Anatomie und Biologie des holoparasitischen Phrygilanthus aphyllus dargestellt. Naturgemäß war dabei mein Augenmerk auch auf die anderen, hemiparasitischen Arten derselben Gattung gerichtet und in mir der Wunsch geweckt worden, sie alle im lebenden Zustand (bzw. als Alcoholmaterial) untersuchen und am natürlichen Standorte beobachten zu können. Nachdem ich nun in den letzten beiden Jahren dieses Vorhaben wenigstens für die meisten und wichtigsten Arten habe ausführen können (nur bei P. Berteroi1) von Juan Fernandez mußte ich mich auf spärliches und unvollständiges Herbarmaterial beschränken), gehe ich an eine zusammenfassende Darstellung meiner Beobachtungen. Sie dürfte um so nötiger sein, als die bisher nur an Exsikkaten ausgeführten Untersuchungen unvollständig, teilweise unrichtig sind und auch zu schwerwiegenden Irrtümern in der systematischen Gruppierung der Arten geführt haben. Beiläufig werde ich auch auf einige Lebensverhältnisse des P. aphyllus zurückkommen.

## I. Vegetations-Organe.

Die Blätter. Die hemiparasitischen P.-Arten sind immergrüne Gewächse, welche immer- und sommergrüne Holzpflanzen besiedeln; und zwar habe ich P. heterophyllus und P. sternbergianus nur auf immergrünen, die übrigen sowohl auf immer- als auch auf sommer-

---

1) Die Autorenbezeichnungen werden in der systematischen Übersicht angegeben.

grünen Arten wachsen sehen. Mit dieser Verschiedenheit des Wohnortes gehen Verschiedenheiten der Lebenstätigkeit der Blätter parallel, insofern in einer periodisch sich vollständig entlaubenden Krone die Assimilations- und Transpirationsenergie des Parasiten während der blattlosen Zeit des Wirtes sich steigern können. Es fragt sich nun, ob in Form und Bau der P.-Blätter diese nach den Jahreszeiten wechselnden Verhältnisse zum Ausdruck kommen. Hier ist zunächst zu bemerken, daß der fast ausschließlich auf den schwach beblätterten Xerophyten Acacia, Prosopis, Schinus dependens vorkommende P. cuneifolius sehr schmale, länglich-lineale, also wenig flächenhafte und somit gegen Transpirationsverluste geschützte Blätter besitzt; und doch scheint es gewagt, hier einen direkten Kausalzusammenhang zu begründen, da dieselbe Art im südöstlichen Brasilien Weiden und Myrtaceen, also offenbar Nicht-Xerophyten besiedelt, ohne im Habitus von den chilenischen Exemplaren abzuweichen[1]. Andererseits sind Konvergenzen der Beblätterung von Loranthaceen mit der ihrer Wirte bekannt: der westaustralische Loranthus linophyllus Fenzl, der auf Casuarina schmarotzt, hat zylindrische Blätter[2]; und Phrygilanthus aphyllus und das gleichfalls unbeblätterte Phoradendron Kuntzei Urb. bewohnen die blattlosen Kakteen. Der genannte holoparasitische P. stammt nun zweifellos von normal beblätterten ab, wie sich aus den ± erhaltenen Kotylen und der teilweisen Grünfärbung des Embryos ergibt. Den nachträglichen Verlust der Blätter aus der durch das Leben auf dem blattlosen Kaktus gesteigerten Transpiration zu erklären, ist schwierig, da ja der intramatrikale Körper des Parasiten in dem stets gleichförmig saftigen Parenchym des Kaktus wurzelt, also in Bezug auf seinen eigenen Nährboden durchaus nicht so sehr Xerophyt ist, wie der Kaktus selber. Daß die Entfaltung grüner Blätter an der niedrigen, reich verzweigten Pflanze zwischen den starrenden Stachelbündeln des Kaktus Schwierigkeiten haben könnte, läßt sich biologisch verstehen, aber in den Einzelheiten kaum kausal-mechanisch erklären; und das Problem kompliziert sich durch die Tatsache, daß derb bestachelte Kakteen doch die ziemlich großblättrige Tillandsia Geissei Ph. als Epiphyten tragen; ganz zu geschweigen kleinblättriger Tillandsia-Arten, die manchmal mit dem genannten Phrygilanthus auf demselben Stocke vorkommen. Vermutlich darf man die Blattlosigkeit des P. aphyllus überhaupt nicht in direkte biologische Beziehung zur Blattlosigkeit des Kaktus bringen. Ich stelle mir vor, daß die auch sonst im Tier- und Pflanzenreich weit verbreitete morphologische Reduktion der Holoparasiten im vorliegenden Falle die Anlagen der Keim- und sonstigen Blätter weit tiefergehend betraf, als die des radikulären Endes des Embryos, insofern hier die plastischen Stoffe zur Bildung der Keimscheibe eine unmittelbarere Verwendung fanden als im apikalen Ende, und infolgedessen zur Ausbildung der Blattanlagen nicht verfügbar waren. Danach würde die Blattlosigkeit des P. aphyllus als ein wenn auch entfernteres Korrelat zur Bildung der umfänglichen Keimscheibe, vielleicht auch zum ausgiebigen Längenwachstum des nutierenden Embryos zu verstehen sein; denn diese Organe sind hier von beträchtlicherer Entwickelung als bei den halbparasitischen Arten.

---

[1] Flor. bras. l. c. Spalte 50.

[2] Vergl. Englers Jahrb. 35 (1905), pag. 175.

Um zu den hemiparasitischen P.-Arten zurückzukehren, sollen die einfachen Beziehungen zwischen dem histologischen Bau und der besonderen Lebenslage der Blätter an die Erörterung ihrer Anatomie angeschlossen werden. Die Lamina ist dick, fleischig (P. Berteroi, cuneifolius, Sternbergianus, tetrandrus etc.) bis kartonartig (P. mutabilis); an Exemplaren aus dem feuchten Südchile biegsamer als an den aus dem trockeneren Mittelchile. Ihr Bau folgt zwei Typen: Isolateraler Bau mit kurzen, einschichtigen Palissadenzellen[1]) auf beiden Seiten, zwischen welchen ein undeutliches Schwammparenchym (Grundparenchym) sich ausbreitet. Die Epidermis wurde stark kutikularisiert, bei P. tetrandrus sogar verkieselt gefunden. Stomata eingesenkt, auf beiden Blattflächen. Dies ist der xerophile Bau der wahllos auf sommer- oder immergrünen Bäumen vorkommenden Arten. Der zweite Typus umfaßt Formen von ± dorsiventralem Bau mit den Stomata vorwiegend oder ausschließlich auf der Unterseite; angedeutet ist dieser Bau bei P. mutabilis, voll ausgeprägt bei P. Berteroi und P. heterophyllus (hier ein zwei- bis dreischichtiges Palissadenparenchym), welch letztere nur auf dicht beblätterten, immergrünen Gehölzen gedeihen. Bemerkenswert ist noch die feine Rillung der Außenwände der Epidermis bei P. tetrandrus und zumal bei P. mutabilis. Die Spaltöffnungen sind mit Nebenzellen versehen.

Der Bau dieser Blätter kompliziert sich noch durch verschiedenartige Idioblasten und Inhaltsstoffe des Mesophylles. Zumal das Palissadengewebe der xeromorphen Blätter besitzt gelbliche, das Lumen

---

1) Bei der Willkür, welche in der Schreibung dieses Wortes herrscht, sei die Bemerkung gestattet, daß es vom spanischen palizada (Pfahlwerk, Stacket) herkommt, also ‚Palissade‘ zu schreiben ist.

gleichförmig erfüllende Inhaltsmassen, die aus Fett und gerbstoffhaltigen Substanzen zu bestehen scheinen und auf welche bei Beschreibung der Früchte nochmals zurückzukommen ist. Ferner befinden sich im Mesophyll rundliche, manchmal darmartig gewundene, stark lichtbrechende, von zahlreichen Vakuolen durchsetzte Körper; sie gleichen im Aussehen den Gerbstoffblasen[1]), verschwinden aber durch Zusatz von Kalilauge, bläuen sich nicht mit Eisensalzen und geben auch keine Fettreaktion. Die Menge von Schleimstoffen ist so groß, daß sie nach dem Eintragen der Blätter in Alkohol als weiße Massen aus den Spaltöffnungen hervorquellen. Schließlich sind Kristalle von Kalziumoxalat sehr häufig. — Die Idioblasten sind sehr mannigfaltig ausgebildet. Zunächst ist ihr Fehlen zu bemerken in den Blättern von P. mutabilis, Sternbergianus und verticillatus; die Blätter von P. tetrandrus und P. heterophyllus sind durchsichtig punktiert und die Punkte rühren von kugeligen Idioplasten her, welche nicht verholzt sind und deren Resistenz gegen Schwefelsäure auf Kieselkörper hindeutet. Das Mesophyll von P. cuneifolius ist von stark verholzten, sternförmigen Idioblasten (Spikularzellen) durchsetzt, welche aber bei der Dicke der Blätter nicht als durchsichtige Punkte hervortreten. Diese Spikularzellen sind für das gesamte Parenchym von P. cuneifolius bezeichnend, finden sie sich doch sogar in der Wand des Ovars und im Griffel. In den Blättern von P. mutabilis sind schon bei Lupenvergrößerung gelbe Punkte zu erkennen, sie rühren von Schleimmassen her, die bei Salzsäurezusatz verschwinden. Den Idioblasten vergleichbar sind auch die nicht verholzten Bastbelege der Gefäßbündel, welche, von den Bündeln sich entfernend, im Mesophyll von P. heterophyllus ein weitmaschiges Netz bilden (Taf. XIII, Fig. 1); solche Vorkommnisse sind übrigens schon aus Simarubaceen- und Cornaceenblättern bekannt[2]). Aus den mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich, daß der Bau dieser Loranthaceenblätter ein sehr vielförmiger ist, ohne daß er von einer entsprechenden Vielförmigkeit der Lebensverhältnisse gefordert würde.

Knospenschuppen. An den Enden der Zweige von P. tetrandrus u. a. kommt es nicht zur Bildung eigentlicher, geschlossener Knospen, sondern die Anlagen der neuen Blätter werden immer kleiner und es umfaßt bei der herrschenden dekussierten Blattstellung das untere Paar das nächstfolgende; die Anlagen desselben Paares liegen mit ihren Rändern dicht aufeinander und feine, zumal am Rande stehende Haare festigen den Verschluß. Demgegenüber kommt es an den seitlichen Kurztrieben von P. mutabilis zur Ausbildung geschlossener Knospen, indem die äußersten der jungen Blätter dicker und fester werden und bräunliche, konkave Hüllen über die äußeren bilden. Dies Verhalten ist noch ausgeprägter bei P. heterophyllus, insofern hier die Basen der ebenfalls kappenförmig übereinandergreifenden Knospenschuppen sich so verdicken, daß die jungen Axillarsprosse beinahe endogenen Ursprung zu haben scheinen. Eine einfache Beziehung des Baues dieser Knospen zur Ökologie der betreffenden Art ist nicht wohl zu ersehen: der knospenlose P. tetrandrus bewohnt immer- und sommergrüne Bäume; der knospentragende P. heterophyllus immergrüne, dichtlaubige Holzpflanzen im mittleren und südlichen Chile.

---

[1]) Zimmermann, Mikrotechnik, pag. 227.

[2]) Solereder, l. c. pag. 208, 489, 919.

Bau der Axe. Die Höhe der ± dichotom verzweigten hemiparasitischen P.-Büsche schwankt gewöhnlich zwischen 0,5—0,8 m; nur von P. cuneifolius habe ich ein Riesenexemplar von ca. 4 m Höhe gesehen, unter dessen Gewicht der tragende Prosopis-Stamm sich niederbeugte. Die Stämmchen sind in den Knoten gegliedert und daselbst ziemlich zerbrechlich. Der anatomische Bau des Holzkörpers ist einfacher als der der Rinde. Ersterer besteht aus 1. Libriformzellen, die meist bis zum Schwinden des Lumens verdickt, mit wenigen, schmalen und tiefen Spalttüpfeln versehen und manchmal nur schwach (dann aber wenigstens in den Mittellamellen stärker) verholzt sind; 2. aus kurzgliedrigen Gefäßen mit eiförmiger Perforation, ± deutlicher Spiralstreifung der Wand und zahlreichen Hoftüpfeln (wenn letztere so zahlreich vorhanden sind, daß sie sich durch gegenseitigen Druck abflachen, so entsteht eine beinahe treppengefäßartige Wandskulptur); 3. aus parenchymatischen Elementen; und zwar zeigt das Holzparenchym individuelle und spezifische Schwankungen; die Markstrahlen sind ebenfalls von wechselnder Ausbildung: in zwei- bis dreijährigen Zweigen fand ich sie von 3 Reihen Breite bei P. Sternbergianus, 4—5reihig bei P. verticillatus, bis 8reihig bei P. cuneifolius. Das Mark (4) endlich besteht aus einem großzelligen, im Alter verholzenden Grundparenchym, dem bei P. cuneifolius, P. tetrandrus etc. stark verholzte Sklereiden (Steinzellen) eingeschaltet sind. Die Grenzen der Jahresringe sind überall deutlich, so daß also auch diese dauernd einem ± saftigen Substrat eingesenkten Parasiten periodischen Zuwachs aufweisen. Ende August fand ich zweijährige Sprosse von P. tetrandrus noch ohne Dickenwachstum, obwohl die jungen Blätter bereits entfaltet waren. — Über den Bau der Rinde läßt sich wenig einheitliches aussagen. Wie es auch sonst bei den Loranthaceen der Fall, ist bei vielen Arten das

Periderm nur schwach oder gar nicht entwickelt, so daß selbst ältere Sprosse ihr grünes Rindenparenchym behalten (P. tetrandrus, P. verticillatus, P. cuneifolius etc.); oder es kommt zu einem allmählichen Absterben der peripherischen Schichten, welche dabei tangential gespannt werden. Den peridermlosen Arten steht P. heterophyllus mit deutlicher Peridermbildung gegenüber. Größere Mannigfaltigkeit herrscht in bezug auf Existenz und Orientierung der Lenticellen. Sehr wenig davon besitzt P. mutabilis, sehr viel P. heterophyllus; die übrigen vermitteln zwischen den Gegensätzen. Die Richtung dieser Organe ist, wie auch sonst bei den Loranthaceen, senkrecht zur Längsausdehnung des Sprosses bei P. cuneifolius; parallel zu ihr bei P. heterophyllus, P. tetrandrus, P. mutabilis etc.; bei P. verticillatus fand ich sie an verschiedenen Zweigen verschieden orientiert. — Im Rindenparenchym verläuft bei allen Arten ein aus getrennten Gruppen verholzter, bis zum Schwinden des Lumens verdickter Bastzellen bestehender Festigungsring; dieser Fall ist ohne weitere Komplikation verwirklicht bei P. tetrandrus; ebenso bei P. verticillatus und P. Berteroi, jedoch gelegentlich mit einigen wenigen Steinzellen außerhalb und innerhalb des Bastringes. In der Rinde des P. cuneifolius finden sich die schon aus seinen Blättern bekannten sternförmigen, verholzten Idioblasten; bei P. heterophyllus schließen sich den schwach verholzten Bastzellgruppen stark lignifizierte Steinzellen an, und solche finden sich auch nach innen und außen von jenen; ähnlich verhält sich P. Sternbergianus. Ein abweichendes Bild gewährt ein Querschnitt der Rinde von P. mutabilis. Man bemerkt ziemlich regelmäßig zu konzentrisch verlaufenden, tangentialen Binden angeordnete Gruppen von dickwandigen Zellen, von denen die inneren Bastzellen sind, während die äußeren Gruppen auch Stern-Idioblasten führen. Ferner sind die subepidermalen Lagen des Rindenparenchyms leicht verholzt. Da nun alle Arten unter denselben ökologischen Verhältnissen leben, so ist, wie es schon bei den Blättern der Fall war, auch hier es unmöglich, die Verschiedenheiten in Bau und Verteilung der Skelettelemente aus Verschiedenheiten der äußeren, mechanischen Beanspruchung zu erklären.

Tegument. Die erwachsenen Individuen, mit Ausnahme des P. heterophyllus, sind kahl; junge Sprosse und Blätter von P. tetrandrus sind mit kurzen, einzelligen, leicht abfälligen Haaren bekleidet. Die jungen Zweige von P. heterophyllus tragen dicht gestellte, mehrzellige Zotten oder Schuppen, welche schließlich unter Bräunung und Schrumpfung ihrer Zellen abfallen.

Saugorgane. In diesem Paragraphen sollen der Übergang des extramatrikalen zum intramatrikalen Teil des Pflanzenstockes, seine Befestigung am und seine Verzweigung innerhalb des Wirtes behandelt werden. Zu diesem Zwecke müssen die untersuchten Arten in zwei Gruppen geteilt werden; die erste umfaßt die nur an einem Punkte mit dem Wirt verbundenen Arten; die zweite enthält nur den P. heterophyllus, der an verschiedenen Stellen seines Körpers mit der Nährpflanze in Verbindung tritt.

A. Die nur an einer Stelle, mit nur einem Haustorium im Wirte wurzelnden Arten (P. tetrandrus, Sternbergianus etc.) bilden dort, wo sie dem Tragaste aufsitzen, eine ± beträchtliche, unregelmäßig gestaltete Anschwellung oder Galle, über welche hinaus der Nährzweig oft verkümmert, sich krümmt und sogar abstirbt. Auch können jenseits der Anheftungsstelle sich Hexenbesen bilden; dies geschieht bei der Pappel nach Infektion mit P. tetrandrus, wobei die Pappelzweige des Hexenbesens nach der Basis sich allmählich verdicken. Aus der Anschwellung selber brechen zahlreiche Adventivsprosse des Parasiten hervor. Der Übergang zwischen den matrikalen zum intramatrikalen Teil erfolgt (bei P. cuneifolius, Sternbergianus) derart, daß das Rindenparenchym und Markstrahlgewebe des Parasiten an Menge zunehmen, während der Holzkörper sich allmählich durch das zwischen ihn eindringende Markstrahlgewebe in einzelne Stränge zerlöst, von denen die äußersten rindenwärts noch Phloëm-Gruppen tragen (Fig. 2). In der gallenartigen Anschwellung selbst befindet sich der Holzkörper des Tragastes, mannigfach zerklüftet durch das zwischen ihn eingekeilte Parasitengewebe und umhüllt teils von seiner eigenen Rinde, oder, nachdem diese lokal oder gänzlich gesprengt worden, vom Rindenparenchym des Phrygilanthus. Der intramatrikale, die Hauptmasse der Galle bildende Körper des Parasiten besteht aus einem nicht verholzten, mit dem Markstrahlgewebe zusammenhängenden Parenchym, welchem größere, aus Gefäßen, Libriform- und Steinzellen, und kleinere, nur aus Gefäßgliedern bestehende Komplexe eingeschaltet sind (Fig. 3). Die Verbindung zwischen den intramatrikalen Teilen des Parasiten und dem Holzkörper des Wirtes besteht nur in einer innigen Berührung, nicht in einer wirklichen Verwachsung der benachbarten Elemente, so daß auch keine Plasmodesmen wahrzunehmen sind. Am Dickenzuwachs der Galle ist sowohl der Holzkörper des Wirtes als auch das Gewebe des Parasiten beteiligt. Während nun von P. cuneifolius, P. Sternbergianus etc. jedes Individuum nur von einem an Ort nnd Stelle gekeimten Samen herrühren dürfte (wenigstens machte ich keine dagegen sprechenden Beobachtungen) findet bei P. tetrandrus sicherlich eine Vermehrung durch intramatrikale Stränge statt, welche aus verschiedenen Orten der Rinde der Pappeln Adventivsprosse hervorbrechen lassen. Daß es sich in diesen Fällen nicht immer um Neuinfektionen handelt, geht aus der Tatsache hervor, daß ich die fraglichen Sprosse vom ersten grünen Spitzchen habe verfolgen können, mit welchem sie während der Regenzeit aus der Pappelrinde hervorbrachen; außerdem wäre die Borke einer alten, 1 m im Umfang messenden Pappel viel zu dick, als daß das primäre Haustorium einer Keimpflanze sie durchbrechen könnte; und schließlich ist die Borke an den betreffenden Stellen unregelmäßig aufgetrieben infolge der unter ihr verlaufenden Parasitenkörper — ähnlich wie bei den oben beschriebenen Gallenbildungen. Es spricht diese für P. tetrandrus festgestellte vegetative Vermehrung dafür, daß sie auch bei P. aphyllus vorkommen kann, wie ich es in meiner früheren Arbeit als wahrscheinlich hingestellt hatte. Auf anderen Wirten, z. B. auf einheimischen Rhamnaceen-Sträuchern, scheint P. tetrandrus nicht dazu zu neigen. Möglicherweise hängt die Leichtigkeit, mit welcher diese Art gerade auf der Pappel Adventivsprosse bildet, mit der besonderen Neigung dieses Baumes zusammen, auch selber rindenbürtige Adventivsprosse zu bilden. Auch scheint es, daß die Anheftungsstelle unserer Art auf den Pappelzweigen weniger angeschwollen ist und weniger Seitensprosse treibt als diejenige anderer Arten; es würde dies als Korrelat zu jener reichlichen intramatrikularen Vermehrung resp. Aussendung rindenbürtiger Adventivsprosse verständlich sein. — Es verlaufen also, wie eben angegeben, die intramatrikalen Vermehrungsstränge der P. tetrandrus in der Pappelrinde, deren Parenchym sie als weiße, im Querschnitte kreisförmige Stränge durchsetzen, ihr zartzelliges, großkerniges, gelegentlich von feinen Gefäßen unterbrochenes Gewebe läßt sie deutlich vom Rindenparenchym des Pappelzweiges sich abheben (Fig. 4). In seltenen Fällen sah ich solche Saugstränge im Jungzuwachs des Holzkörpers; es scheinen dies aber Ausnahmen zu sein, da ich in mehreren daumenstarken, infizierten Pappelzweigen den Holzkörper völlig frei von ihnen fand. Biologisch ist das begreiflich, da sonst die Saugstränge von den Jahresringen überwallt würden, wenn sie dem Zuwachs des Wirtes nicht durch ein entsprechend gelagertes Kambium folgen können.

B. Die zweite Kategorie von Saugorganen umfaßte diejenigen, welche an verschiedenen Stellen der Rinde mit dem Wirte in Verbindung treten, wie dies bei tropischen Loranthaceen vielfach, unter den chilenischen nur bei P. heterophyllus beobachtet wurde. Denn außer der Vereinigung an der primären Infektionsstelle gibt es hier noch viele andere Punkte, an welchen die elliptischen Haustorien der auf der Rinde des Wirtes verlaufenden extramatrikalen Saugstränge in sie eintreten. An jener ursprünglichen Anheftungsstelle bildet sich eine kugelige, oft ziemlich umfängliche Galle; im Alter kann es vorkommen, daß ihr dem Parasiten angehöriger Teil unregelmäßig zerklüftet und sogar vom Tragaste abfällt, aber ohne daß es zur Bildung einer Holzrose käme. Die erwähnten Saugstränge verzweigen sich und bilden um ältere Äste des Wirtes ein dichtmaschiges Geflecht (Fig. 5); aus ihnen brechen hier und da wiederum belaubte Sprosse hervor und manchmal saugt sich einer dieser Stränge auf dem anderen fest. Da sie morphologisches und histologisches Interesse bieten, mögen sie etwas eingehender behandelt werden (Fig. 6). Eichler nannte sie Bdallorrhizae und gab durch diesen besonderen Namen ihre besondere morphologische Stellung an, welche zwischen Sproß und Wurzel mitten inneliegt. Ihre Beschreibung hat also diesem Gesichtspunkt Rechnung zu tragen. — Im jugendlichen Zustande sind sie dünne, gelbliche, verzweigte Stränge, welche leicht mit der Epidermis des Wirtes, manchmal auch seitlich unter sich verkleben; sie entbehren der Wurzelhaube; auf der Oberseite und den Flanken entwickeln sie sehr reichlich große, weit offene Lenticellen, die dadurch entstehen, daß bestimmte Stellen der Epidermis absterben und aufreißen, während unter ihnen das charakteristische Lenticellengewebe sich bildet. Der Querschnitt der jugendlichen Saugstränge zeigt unter der Epidermis eine früh beginnende, ausgiebige Peridermbildung; an der Innengrenze des hierauffolgenden breiten Rindenparenchyms liegen stark verholzte Bastgruppen, welchen sich zentripetal Phloëmpartien anlegen. Nun folgt eine unduliert verlaufende Cambiumzone, die das ausgiebige Dickenwachstum dieser Saugstränge ermöglicht. Den Rest nimmt ein verholztes Mark ein, welches nach außen zu die Gefäßbündel umschließt; diese wechsellagern mit den Bast- resp. Phloëmteilen und über ihnen springt die Cambiumzone nach außen vor. Vom biologischen Gesichtspunkte aus deutet die stark zentrale Lage der Skelettelemente auf ein zugfestes Organ, und ein solches ist geboten, insofern die Haustorien nicht bloß Saug- sondern auch Haftscheiben sind und die sie verbindenden Stränge durch den Wind, der die Baumkrone schüttelt, auf Zugfestigkeit beansprucht werden. Das sekundäre Dickenwachstum der Saugstränge äußert sich durch Einschaltung radial gestellter Holzpartien, mit den üblichen Holzfasern, Holzparenchym und Gefäßen. Sie sind durch breite Markstrahlen voneinander getrennt. In der sekundären Rinde werden neue Gruppen von verholzten Bast- und Steinzellen gebildet. Vergleicht man die Histologie von mehrjährigen

Axen und Saugsträngen, so erinnern die stark entwickelten Leitungsbahnen der letzteren an den Bau von Lianenstämmen, mit denen sie auch in der Art, wie sie den Nährast umspinnen, übereinstimmen. — Was nun schließlich den morphologischen Wert dieser Saugstränge, ihren Charakter als Wurzel oder Stamm betrifft, so spricht für ihre Wurzelnatur ihre wenigstens in der Jugend radiäre Anordnung ihrer Phloëm- und Xylempartien, ferner ihre von Karsten, Eichler[1], Goebel[2] und Engler[3] konstatierte endogene Entstehung; mein Material war der Entscheidung dieser Frage nicht günstig, doch spricht ebenfalls für endogenen Ursprung die scheidenartig um die Basis des Saugstranges vorgewölbte Partie der Epidermis am Fuße des Stämmchens, welche aussieht, als sei sie von einem aus dem Innern hervortretenden Organe durchbrochen worden. Gegen ihre Wurzelnatur wäre geltend zu machen das Fehlen der Haube und der Endodermis. Aber alle diese Momente sind schließlich nicht ausschlaggebend, da es doch haubenlose Wurzeln gibt[4] und auch Adventivwurzeln bald exogen, bald endogen entstehen[5]. Durch direkte Beobachtung ihrer Anatomie und Entwicklungsgeschichte wird sich die Frage nach ihrem morphologischen Werte vielleicht überhaupt nicht lösen lassen; vom vergleichend morphologischen Standpunkte aus sind sie wohl als Wurzeln zu betrachten, insofern sie die extramatrikalen Homologa der Saugwurzeln sind, welche intramatrikal von der Basis des Stämmchens in den Nährast sich erstrecken. Will man bei ihrer Benennung ihren morphologischen Charakter nicht betonen, so kann man sie, wie es im vorstehenden geschah, als extramatrikale Saugstränge bezeichnen. Über den Bau der Haustorien soll später gehandelt werden. — Schließlich sei bemerkt, daß die Abbildungen extramatrikaler Saugwurzeln von Loranthus tetrandrus u. a., wie sie Ruiz und Pavon geben[6], auf freier Erfindung beruhen.

Parasiten. Die hemiparasitischen Phrygilanthus-Arten werden von einer Reihe von Pilzen, zumal Uredinaceen, befallen. Nach Dietel und Neger[7] sind beobachtet worden Uromyces circumscriptus auf Blättern von P. verticillatus, P. tetrandrus, P. Sternbergianus, woselbst die rotgelben Pusteln schließlich das Blatt durchlöchern. Aecidium bulbifaciens bringt an den Zweigen von P. heterophyllus Anschwellungen hervor. Am eigenartigsten verfährt aber ein nur im vegetativen Zustand bekannter und daher unbestimmbarer Pilz, der sich an den Spitzen der Blätter, ja sogar der die Blüten umgebenden Hochblätter von P. cuneifolius ansiedelt. Makroskopisch ist wahrzunehmen, daß die genannten Teile verdickt und geschwärzt sind, so daß man geneigt ist an einen apex callosus zu denken, wie er ja nicht selten vorkommt. Aber die genauere Untersuchung ergibt, daß die Blattspitzen nicht nur gebräunt und verdickt, sondern auch unregelmäßig ausgewachsen sind; die äußeren Zellschichten schrumpfen und ernähren das schwarzbraune Mycel, welches unter der Oberfläche und an der Außenseite des Gebildes Konidien abschnürt. Es dürften diese metamorphosierten Blattspitzen also Pilzgallen darstellen (Fig. 7); ich habe sie an allen Individuen chilenischer Herkunft gefunden, und es wäre zu untersuchen, wie sich brasilianische und peruanische Exemplare des P. cuneifolius verhalten, zumal da Eichler[1]) die callösen, schwarzen Spitzen als Artmerkmal erwähnt.

---

[1] Flor. bras. l. c. Spalte 10.

[2] Pflanzenbiolog. Schilderungen, I (1889), pag. 155—157; Schenks Handb., III, I, pag. 379.

[3] Natürl. Pflanzenfam., III, 1, pag. 164—165.

[4] Goebel, Schenks Handbuch, III, I, pag. 341.

[5] Pax, Morphologie, pag. 155.

[6] Flor. per. et chil., III, tab. 275 etc.

[7] Englers Jahrb., XXII, XXIV, XXVII.

## II. Reproduktionsorgane.

Der Blütenstand. Die folgenden Angaben über Blütenstände, Vorblätter und Calyculus sollen unter Benutzung der Eichlerschen Bezeichnungen gegeben werden. Hinsichtlich der Blütenstände lassen sich zunächst zwei Hauptfälle unterscheiden, je nachdem die Blüten zu je drei in Triaden genannte Partialinfloreszenzen zusammengestellt oder einzeln zu Trauben angeordnet sind. Dabei können innerhalb jedes Hauptfalles spezifische Verschiedenheiten vorkommen. 1. Die Blüten zu Triaden gruppiert; die Mittelblüte ist die Priman-, die seitlichen sind die Secundan-Blüten. Erstere trägt ein nach vorn gewendetes, am Stiel „hinaufgewachsenes“ Deckblatt und zwei seitliche Vorblätter ($\alpha$ und $\beta$), aus deren Axeln die Secundanblüten hervorkommen; erstere ist sitzend, letztere ± deutlich gestielt. Bei P. heterophyllus sind die Triaden traubig angeordnet, und an kräftigen Exemplaren können die so entstandenen Rispen wiederum zu Rispen höherer Art zusammengestellt sein. Das Gegenstück zu diesen weitschweifigen Blütenständen bilden die kurzen, doldentraubig erscheinenden Infloreszenzen von P. mutabilis. Die Triaden stehen hier doldig gruppiert auf der Spitze seitlicher, am Grunde beblätterter Kurztriebe, welche aus älteren Langtrieben hervorbrechen. 2. Einzelblüten in traubiger Gruppierung. Jede ist am Grunde mit einem Deck- und zwei seitlichen

---

[1]) l. c. Spalte 49.

Vorblättern versehen; bei P. Sternbergianus ist aber das Deckblatt so gefördert, daß die seitlichen Vorblätter kaum noch hervortreten und aus den drei Blattorganen ein kragenartiger Saum oder Wall gebildet wird, dem der Fruchtknoten eingesenkt ist. Im übrigen kommen folgende Fälle vor: Die Blüten von P. aphyllus sind kreuzgegenständig zu Trauben angeordnet und diese wiederum bilden je nach der Stärke des Individuums ein ± reich ausgestattetes, unregelmäßiges Pleiochasium; häufig sind die Blüten desselben Paares nicht genau gegenständig. Einem anderen Typhus folgen P. Sternbergianus und P. tetrandrus mit ihren kurzen, terminalen und axillären Trauben; ihnen schließt sich P. verticillatus mit etwas lockeren Infloreszenzen an. 3. Mischtypen kommen außer den behandelten Hauptfällen insofern vor, als sich Blütentriaden neben Einzelblüten bei P. Berteroi finden. Bei P. cuneifolius stehen die Blüten meist einzeln und terminal (seltener zu mehreren) auf kurzen Seitentrieben, welche an ihrer Basis zwei winzige Niederblätter tragen. — Der anatomische Bau der Infloreszenzaxen schließt sich an den der Sprosse an, nur ist der stark zentral gelegene Holzkörper in Einzelgruppen zerklüftet, welche in die seitlichen Blüten eintreten. Bei P. Sternbergianus und P. tetrandrus wurden in den Fruchtständen Steinzellen im verholzten Mark und in der Rinde beobachtet; das Mark von P. heterophyllus war unverholzt.

Die Blüte ist nach dem Typus ✱ ☿ P 4—6 A 4—6 G $(\overline{4-6})$ gebaut. Sie entbehrt also eines eigentlichen Kelches, jedoch trägt der unterständige Fruchtknoten die als Calyculus bekannte, nie von Gefäßbündeln durchzogene Wucherung auf seinem oberen Rande; sie ist sehr niedrig bei P. heterophyllus, sehr hoch und scheidenförmig bei P. cuneifolius etc. Die Tepala zeigen deutlich valvate Deckung, wobei sich die berührenden Ränder mit zackig ineinandergreifenden Epidermiszellen verzahnen; so kommt es, daß die Knospe bis unmittelbar vor der Blüte einen sympetalen Eindruck macht. Da nun die Spitzen der Tepala häufig etwas kapuzenförmig gewölbt sind und leicht imbrikativ übereinandergreifen, so erfolgt die Trennung der Tepalen an den Orten geringsten Widerstandes, also ungefähr von der Mitte aus; darauf breiten sie sich mit ihren oberen Hälften sternförmig aus oder rollen sich bogig zurück; sie haben lineal-spatelige Form und ihr apikaler Teil ist löffelförmig ausgehölt, weil während des Knospenzustandes die umfängliche Anthere des epipetalen Staubblattes in ihm untergebracht war. Dieser apikale Teil besitzt nun einen sehr eigenartigen anatomischen Bau. Bei P. tetrandrus, P. verticillatus und zumal bei P. cuneifolius befinden sich im Parenchym unterhalb der Epidermis der Innenseite stark verholzte, unregelmäßig verdickte, manchmal beinahe gekrösartig kontourierte Steinzellen; sie sind so zahlreich, daß die zu ihrem Nachweis dienende Holzreaktion bereits makroskopisch deutlich wahrnehmbar ist. Eine mechanische Leistung dieser Gebilde ist schwerlich anzunehmen; sie riefen mir die gleichfalls funktionslosen Steinzellen im Fruchtfleisch der Birne ins Gedächtnis. In den Perigonblättern von P. heterophyllus und P. mutabilis habe ich sie übrigens nicht gefunden. — Das Androeceum ist dem Perigon isomer und die Staubblätter stehen den Tepalen opponiert. Im unteren Drittel sind beide je zu einem einzigen Gewebekörper verbunden, in welchen vom unterständigen Gynaeceum her zwei Gefäßbündel eintreten; je eines geht dann in das betreffende Perigon- und Staubblatt über. Die bei allen chilenischen Arten versatilen Antheren sind von typischem Bau; der Pollen von kugeltetraëdrischer Form. Über den Bau des Gynaeceums soll bei Schilderung der Frucht gehandelt werden.

Bestäubung. Über den Bestäubungsakt liegen wenig Untersuchungen vor; zumal über den der kleinen, rötlichweißen Blüten von P. heterophyllus ist gar nichts bekannt. Die anderen, durch große, intensiv rote Perigone, welche mit den gelben Geschlechtswerkzeugen wirkungsvoll kontrastieren, ausgezeichnete Arten werden fleißig von Kolibris und Bienen umschwärmt; für P. tetrandrus ist der Besuch von Kolibris durch Johow, durch Philippi (Prov. Valdivia) und durch mich (Prov. Maule) beobachtet worden. Inwieweit es sich aber hier um typische Ornithophilie handelt und inwieweit auch Geitonogamie in Betracht kommen kann, habe ich in meiner früheren Abhandlung pag. 280 auseinandergesetzt. Bemerkenswert ist noch der Farbenwechsel von P. mutabilis, dessen Perigone als Knospe hellgelb, im entwickelten Zustande leuchtend rot sind[1].

Gynaeceum und Frucht. Wie bei Behandlung der übrigen Organe stellen sich auch beim Studium der heranwachsenden und reifen Frucht eine Reihe bemerkenswerter, weil von Art zu Art wechselnder Eigentümlichkeiten heraus. — Die in Rede stehenden Verhältnisse mögen zunächst bei P. tetrandus geschildert und dann die Abweichungen der anderen Arten hinzugefügt werden. Schneidet man die Fruchtknoten ganz junger Knospen und Blüten in halber Höhe quer durch, so ergibt sich folgendes Bild (Fig. 8): Auf die Epidermis folgt ein mächtiges Rindenparenchym mit vereinzelten, später verholzten Steinzellen; dieses geht allmählich in ein sehr kleinzelliges und plasmareiches Meristem über, welches der gleich zu behandelnden Viszinschicht den Ursprung gibt. Nunmehr folgt ein großzelliges Gewebe, aus wenigen und unregelmäßig nach innen vorspringenden Schichten bestehend; seine Zellen verlieren schon frühe Kern und Plasma und füllen sich mit einer gleichförmigen, im Alter bräunlichgelben Masse von anscheinend komplizierter Zusammensetzung. In meiner früheren, dem P. aphyllus gewidmeten Abhandlung hatte ich sie als Fettschicht beschrieben und abgebildet, veranlaßt durch die Schwarzfärbung ihres Inhaltes mit Osmiumsäure und die Aufspeicherung von Alkanninfarbstoff. Aber diese Reaktionen treten auch ein nach Behandlung mit reichlichem, erwärmtem Äther, der doch die Fettkörper in Lösung gebracht haben müßte; und in gleicher Weise finden sie statt nach Auskochen der Schnitte in Wasser, welches die ähnlich reagierenden Gerbstoffe ausgezogen haben würde. Vielleicht handelt es sich um Gemische von Gerb- und Fettsubstanzen, wenngleich ihre Resistenz gegen Kalilauge, Essigsäure, ja sogar gegen Schwefelsäure (bei nicht zu lange ausgedehnter Einwirkung) auf die Beimengung noch anderer Körper hinweist. Die biologische Bedeutung dieser Schicht soll später dargelegt werden. Nach innen lagert sich ihr an die Gefäßbündelschicht, d. h. ein kleinzelliges Parenchym, welches die Gefäßbündel umschließt. Alle diese von der Epidermis nach innen aufeinanderfolgenden Zellagen gehören nun dem Axenteile des unterständigen Fruchtknotens an, wie aus dem Besitz der Bündel hervorgeht; die noch übrigbleibende zentrale Partie wird von dem Eiapparat, d. h. von den von ihrer Umgebung nicht abgegrenzten Samenanlagen eingenommen; es findet hier also die für die Loranthaceen charakteristische Verschmelzung von Blütenaxe, Fruchtknoten, Placenta und Samenanlagen statt; nur die Embryosäcke heben sich aus dem gleichförmigen Parenchym heraus.

---

[1] Poepp. et Endl. Nov. gen. et spec., II, tab. 183.

Während der Fruchtreife verändert sich nun das Bild durch die mächtige Entwicklung von zwei neuen Geweben (Fig. 9). Einmal formt sich die Viszinschicht aus ihrem oben genannten Meristeme; ihre radialgestreckten, dicht mit Viszin gefüllten Zellen pressen die Elemente des Rindenparenchyms so zusammen, daß sie sich tangential abflachen. Ferner aber hat sich in dem einzigen befruchteten Embryosack ein stärkereiches Endosperm gebildet, welches seinerseits die gefäßbündelführende Schicht auf ein Minimum zusammendrückt. Da nun die Viszinschicht und das Endosperm in gleichem Sinne nach außen drücken, so wird die Epidermis der Frucht straff gespannt; wird sie nun von einem Vogel angepickt, resp. vom Schnabel des Tieres gequetscht, so tritt der Inhalt mit seiner oberflächlichen Viszinbekleidung leicht nach außen, durch die beim Abbrechen der Frucht an ihrer Basis gerissene Wunde. Da der Kern jedenfalls aus dem Epidermisgehäuse austreten muß, um das Festhalten des Keimlings auf der Unterlage zu ermöglichen, so wirkt die aus den angegebenen beiden Ursachen folgende Spannung für den Keimungsprozeß günstig. — Wie oben erwähnt wurde, sind die Embryosäcke ohne Ausgliederung von Samenknospe und Plazenta der zentralen Partie des Fruchtknotens eingesenkt; aus diesem Grunde kann es auch nicht zur Ausbildung eines Samens mit eigener Testa kommen, sondern das Endosperm stößt unmittelbar auf die inneren Zellreihen der Gefäßbündelschicht; ein biologisches Äquivalent der Testa soll später aufgezeigt werden.

Der vorstehenden Beschreibung war ein Querschnitt in halber Höhe des Fruchtknotens zugrunde gelegt worden; das gleiche Bild würde man auch aus seiner unteren Hälfte erhalten, aber in der apikalen Region würde es anders ausfallen. Denn nach dem Scheitel des Fruchtknotens zu sammeln sich die Gefäßbündel zu den bereits erwähnten vier Doppelsträngen, welche in die Tepalen eintreten. Dann bilden aber auch die Viszinkörper und die Fettgerbstoffschicht nicht mehr eine ringsum laufende Zone, sondern vier mächtige, jene Stränge umgebende Massen; sie treten deutlich hervor, wenn man nach Abziehen des Epikarps den Kern von der apikalen Seite aus betrachtet. Diese lokale Anreicherung von Viszin hat einen biologischen Vorteil: die Festleimung des Kernes wird gerade an seinem apikalen Teile durch die größere Viszinmenge gesichert, weil hier das radikuläre Ende des Embryo mit der Haftscheibe hervortritt, zu deren Befestigung das Viszin mit verwendet wird. Wäscht man das Viszin vom Scheitel des Kernes ab, so sieht man ihn in vier lineale Zähne ausgezogen, welche aus den Gefäßbündeln mit der umgebenden Fettgerbstoffschicht bestehen.

Die Gynäceen der anderen Arten weichen von P. tetrandrus ab entweder nur unwesentlich in der Zahl der Gefäßbündel, welche dem Blütennumerus entsprechend, in die Tepala eintreten; oder wesentlich in bezug auf Lagerung und Ausbildung der einzelnen Gewebe. Dem P. tetrandrus steht nahe P. Berteroi, welcher 5zählig ist und, soweit ich an sehr spärlichem Material sehen konnte, keine Steinzellen im Rindenparenchym des Fruchtknotens enthält; ähnlich auch P. verticillatus. P. Sternbergianus, ebenfalls 5zählig, zeigt im halb durchschnittenen Fruchtknoten fünf große äußere und damit alternierend, fünf kleinere, nach innen gelegene Gefäßgruppen; die ersteren sind von mächtigen Viszinschichten bogenförmig umgeben, welche aber nach der Basis zu sich vereinigen (Fig. 10). P. cuneifolius besitzt unter dem

Rindenparenchym, welches von verzweigten Idiolblasten durchsetzt ist, zwei Schichten radialer, gestreckter Zellen, von denen die äußere eines bemerkenswerten Inhaltes entbehrt, die innere reichliche Mengen eines gelbgrünen, äußerst klebrigen Viszins enthält. Die Gefäßbündelschicht entbehrt der fett- und gerbstoffhaltigen Zellen (Fig. 11). Einen merklich anderen Bau weist P. mutabilis auf; an sehr jungen Früchten wurde zunächt das Fehlen von Steinzellen und Idioblasten bemerkt. Dem 6zähligen Typus entsprechend, sind innerhalb der gleichförmig ringsum verlaufenden Viszinschicht 6 Gefäßbündelgruppen vorhanden, von denen jede aus einem größeren äußeren und zwei kleineren besteht, die wiederum aus zwei noch einfacheren zusammengesetzt sind (Fig. 12). Einem durchaus anderen Typus gehört die Frucht von P. heterophyllus an (Fig. 13, 14). In ihrem apikalen Teil findet man zwei Viszinlagen, die sich der Gefäßbündelschicht von außen und von innen anschließen; letztere bildet in ihrer Gesamtheit einen zylindrischen, von der Fortsetzung des Griffelkanals durchbohrten Körper. Ferner ist der das Endosperm und den Embryo einschließende Teil etwa nur halb so lang als die ganze Frucht, und zwar wird die untere Hälfte vom Embryo und Endosperm, die obere von jener zentralen Viszinsäule eingenommen. — Unter Vernachlässigung kleinerer Unterschiede im Bau der Frucht scheiden sich demnach die chilenischen hemiparasitischen P.-Arten in zwei Gruppen: die der ersten angehörigen Arten haben eine einfache Viszinschicht und einen Embryo, dessen Länge fast der der gesammten Frucht gleichkommt; die zweite nur auf P. heterophyllus gegründete Abteilung hat doppelten Viszinkörper und kleinen Embryo. Scheidet man dagegen mit Rücksicht auf die Fettgerbstoffschicht, so erhält man die folgende Einteilung: sie ist vorhanden bei P. tetrandrus, P. Sternbergianus und P. verticillatus; sie fehlt bei P. cuneifolius, P. mutabilis und P. heterophyllus. Daß auch die Farbe der reifen Frucht einen bequem zu verwertenden Einteilungsgrund abgibt, ist aus der systematischen Übersicht am Schlusse zu ersehen. — Das mehrfach erwähnte Viszin wurde zumal in früheren Zeiten zur Herstellung von Vogelleim verwendet.

Aussäung. Da das radikuläre Ende des Embryo nach dem Scheitel der Frucht hingewendet ist, dieser aber vom Epikarp überkleidet wird, so muß letzteres zum Zweck der Keimung entfernt werden. Dieser Vorgang wird durch die früher erwähnte Spannung erleichtert, unter welcher das Epikarp durch den von innen her wirkenden Gewebedruck steht; das Aufschlagen der reifen, herabfallenden Frucht oder der Druck des Schnabels eines Vogels genügt, sie zu überwinden und den Kern hinausgleiten zu lassen. Manchmal wird letzterer vom Schnabel direkt an einem Ast festgeklebt; oder aber er wird vom Vogel verschluckt und mit den Exkrementen entleert, ohne damit seine Keimkraft eingebüßt zu haben. Beide Modi der Aussäung habe ich für P. aphyllus, tetrandrus, Sternbergianus und cuneifolius mit Sicherheit festgestellt.

Keimung. Ich kann über den Keimungsvorgang von P. tetrandrus, P. cuneifolius und P. heterophyllus als Augenzeuge berichten, und infolge der Kenntnis der reifen Frucht von P. verticillatus und P. Sternbergianus mir auch hinsichtlich dieser Arten ein Urteil gestatten. — Die Samen aller Arten, auch die des holoparasitischen P. aphyllus keimen, ohne eine Ruheperiode durchzumachen; doch scheint der Eintritt der Keimung, wenn sie auch noch so reichlich erfolgt, gewissen, nicht ausreichend bekannten Bedingungen zu unterliegen. Wenigstens habe ich vielfach negative Resultate erhalten, wenn ich die ihres Epikarps (durch mich oder durch einen Vogel) beraubten Kerne von P. tetrandrus auf Äste des Öl- oder Pfirsichbaums aussäete. Die glänzende, feuchte Beschaffenheit des Viszins bei ausgekeimten, seine trockene Beschaffenheit bei nicht gekeimten Kernen läßt eine nahe Beziehung zwischen beiden Tatsachen vermuten; möglicherweise verhindert die Schleimmasse des Viszins das Austrocknen der Kerne, welches, wie Wiesner[1]) angibt, für die Keimung tropischer Loranthaceen tötlich wirkt; aber damit ist noch nicht die Frage gelöst, warum in dem einen Fall das Viszin zum Austrocknen neigt, im anderen nicht. Ferner erregt es die Aufmerksamkeit, daß völlig gesunde, in kräftiger Entwicklung befindliche Keimlinge, die man auf einen geeigneten Nährast überträgt — die Keimung selber erfolgt bekanntlich auf irgendwelcher Unterlage, auf Blättern, Steinen, Glasplatten etc. —, häufig nicht weiterwachsen. Der Kern, wie er dem Substrate aufgeklebt ist, besteht nach schließlicher Verwitterung der Viszinhülle und nach dem Austritt des Embryos, zu äußerst nur noch aus der gefäßbündelführenden Schicht und zu innerst aus dem verschrumpften, aber immer noch einige Stärke enthaltenden Endosperm (Fig. 15); dabei folgt sein histologischer Bau zwei Typen: In denjenigen Kernen, welche wie P. tetrandrus, P. verticillatus, P. Sternbergianus innerhalb der Viszinlagen, aber außerhalb der Bündel, eine Fettgerbstoffschicht führen, bildet diese mit ihren, wie oben dargelegt, harten und schwer angreifbaren Zellinhalten eine Art Testa, wenigstens im biologischen Sinne. Fehlt diese Schicht, wie z. B. bei P. heterophyllus, so ist es die kollabierte und gebräunte Gefäßbündel-

---

1) Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch., XV (1897), pag. 509.

schicht selber, welche eine, wenn auch weniger feste Pseudotesta abgibt; manchmal ist auch diese nur stückweise erhalten, so daß der vom Embryo verlassene Kern nur aus dem gebräunten, verhärteten Endosperm besteht. Der Embryo aller hemiparasitischen Arten ist grün und von übereinstimmendem Bau (Fig. 16). Die beiden langen, halbzylindrischen, nach der Spitze zu verschmälerten Kotylen liegen mit den ebenen Flächen aufeinander und sind dem basalen Teil der Frucht zugewandt; ihre Spitzen stecken in einem becherförmigen Gewebe (der Kollenchymscheide). An ihrem Grunde umschließen sie die kleine, kegelförmige Plumula. Das radikuläre, dem Scheitel der Frucht zugekehrte und bei der Reife ein Stück aus dem Kerne hervortretende Ende ist eine kurze und breite Saugscheibe, welche durchaus nicht den histologischen Bau einer Primärwurzel besitzt. Das Parenchym des Embryos ist dicht mit Stärke erfüllt; die Kleinheit ihrer Körner kontrastiert merklich mit der großkörnigen Stärke des Endosperms. Biologisch ist der Stärkereichtum des Embryos wohl verständlich; er muß für die ev. lange Zeit, bis er sich durch sein Haustorium ernähren kann, ausreichendes Betriebskapital besitzen; im gleichen Sinne wirkt allerdings auch sein Chlorophyllgehalt, insofern er ihn zur Assimilation befähigt. Eine schwer zu deutende histologische Eigentümlichkeit dieser Embryonen ist die Existenz mehrzelliger, nach der Spitze der Kotylen zu gerichteter Papillen, welche die Außenseiten des radikulären Endes und die unteren Partien der Kotylen bekleiden. Für dieselben Gebilde am gleichen Orte des Embryos von P. aphyllus hatte ich beobachtet, daß sie als Stützpunkte, als Sperrhaken dienten in den Fällen, daß sich der Embryo um einen Kaktusstachel wand; aber unter den hemiparasitischen Arten habe ich niemals windende Embryonen gesehen. Es liegt nun nahe, in den Organisationsmerkmalen jugendlicher Pflanzen Hinweise auf die Stammesgeschichte der Art zu suchen; aber für diese Annahme finde ich im vorliegenden Fall keinen Anhalt. Schließlich sei noch einer Eigenart des Embryos von P. heterophyllus gedacht. Ich sah den Fuß der Keimpflanze, d. h. die Außenseite des sich zur Keimscheibe verbreiternden hypokotylen Gliedes mit einer dunkeln, strukturlosen, manchmal Gefäßglieder in sich enthaltenden Membran bekleidet, in welcher Pilzmyzelien vegetierten; sie rührt wohl von dem apikalen Teil der gefäßbündelführenden Schicht her, welchen der Embryo beim Verlassen des Kernes vor sich hertreibt und welcher, wie wir sahen, bei dieser Art, in der der Embryo ja in der basalen Hälfte der Frucht liegt, besonders mächtig ist. —

Mit fortschreitender Keimung tritt das Radikulärende des Embryos mehr und mehr aus dem Kerne hervor, biegt sich nach dem Substrate zu um und legt sich ihm mit seinem keulig verbreiterten Endstück, der Keimscheibe, fest an, wobei papillenartig vorgestreckte Zellen am Rande jener Scheibe den Verschluß sichern. Dabei bleibt der Kern entweder noch durch Viszin auf dem Substrate festgeklebt, oder trennt sich von ihm und sitzt dann haubenartig den Kotylen auf; diese können im ersteren Falle natürlich mit größerer Leichtigkeit aus ihm herausgezogen werden als im letzteren.

Zur Darstellung der weiteren Entwicklungsphasen wähle ich den Keimling von P. heterophyllus (Fig. 17). In der mittleren Region des radikulären Endes treten umfängliche Zellvermehrungen auf, welche auf die peripheren Gewebe drücken und sie schließlich lokal zu fast strukturlosen Strängen zusammenschieben; auch an der Außenfläche des Organes machen sich diese Druckwirkungen durch Faltungen geltend. Im alleruntersten Stücke, der Keimscheibe, kommt es schließlich zu einer umfänglichen Resorption des Gewebes um eine zentral gelegene Partie herum; es bildet sich ein Hohlraum, der seitlich von den bogenförmig verlaufenden Gefäßbündeln begrenzt wird; diese Mittelpartie tritt strangförmig aus jenem durch die Resorption geschaffenen Hohlraum nach unten heraus, legt sich der Epidermis des Tragastes an und durchbohrt sie, nachdem sie sie vermutlich durch ein auf die Cuticula bzw. Cellulose wirkendes Ferment erweicht oder gelöst hat. Dieser primäre Saugstrang verzweigt sich dann weiter innerhalb des Rindenparenchyms des Nährzweiges. Aus dem oberen Teile des radikulären Endes des Embryos, in einer durch bogenförmig auseinander tretende Gefäßbündel ausgezeichneten Region findet die Bildung der endogen angelegten extramatrikalen Saugstränge statt.

Es bleibt schließlich noch die Befestigung der Haustorien dieser Saugstränge am Nähraste zu betrachten (Fig. 18). Durchschneidet man ein junges Haustorium in der Längsrichtung (d. h. quer zum Saugstrang), so sieht man, daß der Holzkörper des letzteren an der dem Haustorium entsprechenden Stelle geringer entwickelt ist und daß die Ränder des Haustoriums der Oberfläche des Astes sich fest anlegen. Im Innern kommt es, ebenso wie im Radikulärende des Embryos, zur Bildung eines Hohlraumes, aus welchem ein zentraler Gewebekörper hervorragt und als Saugfaden in den Nährast eintritt. Die ihn umgebende Region der Saugscheibe ist etwas verholzt. Da das Haustorium eine elliptische Gestalt hat, so nimmt auch der genannte Saugfaden keine zylindrische Form an, sondern ist vielmehr eine dünne

Gewebeplatte, welche durch einen lippenförmigen Spalt des Haustoriums nach außen tritt. Aus der obigen an den beigegebenen Figuren zu verfolgenden Darstellung ergibt sich, daß die Histologie der primären Saugscheibe des Embryo im wesentlichen übereinstimmt mit der der Haustorien der extramatrikalen Saugstränge. — Wieviel Zeit vergeht von der ersten Infektion bis zur ersten Entwicklung von Blüten ist leider unbekannt.

## III. Geographische Verbreitung.

Verteilung nach den Wirtspflanzen. Es ist zunächst die bei jedem Parasiten in Betracht kommende Frage zu erörtern, ob er nur auf eine bestimmte Nährpflanze angewiesen, stenotop ist, oder Wirte verschiedener Art besiedelt, eurytop ist. Läßt man den in dieser Beziehung unzureichend bekannten P. Berteroi (auf Myrtaceen angegeben) außer Betracht, so ergibt sich, daß keine chilenische Art stenotop ist, auch nicht der holoparasitische P. aphyllus, insofern er auf verschiedenen Säulenkakteen des Genus Cereus vorkommt.

Über die von den hemiparasitischen Arten befallenen Wirtspflanzen gibt folgende Zusammenstellung Aufschluß:

1. P. heterophyllus: Peumus boldus und wohl auch Laurelia aromatica; Cryptocarya peumus; Aextoxicum punctatum; Eugenia spec. Nach Gay III, pag. 158 auch auf Espino, also Acacia cavenia; dies ist sehr unwahrscheinlich. Ebenso irrtümlich scheint die Angabe Meigens[1], daß eine fragweise als P. radicans (= P. heterophyllus) bestimmte Art auf Kageneckia angustifolia bei 1800 m Höhe in der Cordillere von Santiago beobachtet sei; vermutlich handelt es sich um P. Sternbergianus.

2. P. mutabilis: Verschiedene Arten von Nothofagus (z. B. N. obliqua, N. Dombeyi).

3. P. Sternbergianus: Schinus dependens, Colletia crenata, Escallonia coquimbensis und andere Arten, Colliquaya salicifolia.

4. P. tetrandrus: Aristotelia maqui, Guevina avellana, Eugenia spec.; Colliguaya odorifera; auf der Liane Cissus striata; Fuchsia coccinea; Escallonia pulverulenta; Kageneckia oblonga; Maylenas boaria; Podanthus mitiqui; Rhamnaceen-Sträucher; auf dem Ölbaum, der Pappel und Weiden.

5. P. verticillatus: Colletia crenata, Myrtaceen; Kirsch- und Pfirsichbäume.

6. P. cuneifolius: Acacia cavenia, Prosopis juliflora, Porliera hygrometrica, Schinus dependens; auch auf Ulmus, Robinia, Pfirsichbaum in

---

[1] Englers Jahrb., XVII (1893), pag. 229.

der Nähe einheimischer, von diesem Parasiten infizierter Arten, aber immer nur ausnahmsweise.

Ferner ist mehrfach beobachtet worden, daß ein Parasit auf dem anderen schmarotzt; P. tetrandrus und P. heterophyllus gegenseitig; P. tetrandrus auf P. verticillatus; P. heterophyllus auf sich selbst etc. Aus der obigen Übersicht möge noch hervorgehoben werden, daß die chilenischen hemiparasitischen Arten *nicht nur* einheimische, sondern auch eingeführte Gewächse befallen; ja P. tetrandrus erreicht seine Hauptverbreitung auf der Pappel (P. pyramidalis).

Horizontale Verbreitung. Das Areal der chilenischen Phrygilanthus-Arten beginnt in der Provinz Atacama mit P. aphyllus bei Chañarcillo. Vom Süden der Provinz Coquimbo an kommen P. cuneifolius und P. Sternbergianus hinzu; von der Provinz Aconcagua ab schließen sich an P. heterophyllus und P. tetrandrus. Um den 36. Grad werden bemerkt P. verticillatus und P. mutabilis. Die Südgrenze des Areales wird auf Chiloë und dem gegenüberliegenden Festlande mit P. tetrandrus erreicht. P. Berteroi ist ein seltener Endemismus von Juan Fernandez. — Im einzelnen geht die Verbreitung der Arten aus folgender Übersicht hervor:

1. P. aphyllus: Vom Süden der Provinz Atacama bis Colchagua (34°); in den Cordilleren von Coquimbo, Aconcagua, Santiago, O'Higgins.
2. P. heterophyllus: Von der Provinz Aconcagua bis Llanquihue (Puerto Montt); aus der Provinz Curicó eine kahle Varietät (Loranthus micranthus Ph. ex sched.). Nach Gay III pag. 158 auf Juan Fernandez, wohl irrtümlich.
3. P. Berteroi: Juan Fernandez (Masatierra).
4. P. Sternbergianus: Vom Süden der Provinz Coquimbo bis Ñuble und wohl weiter südlich; auch in der Küsten- und Hochcordillere der Zentralprovinzen.
5. P. tetrandrus: Von der Provinz Aconcagua bis Chiloë; nicht auf Juan Fernandez.
6. P. verticillatus: Von der Provinz Concepcion bis Valdivia, Llanquihue.
7. P. cuneifolius: Vom Süden der Provinz Coquimbo bis Curicó.

Vertikale Verbreitung. Phrygilanthus kommt vom Küstengebiet bis in die Cordilleren vor, und zwar dürften P. Sternbergianus in den Cordilleren von Illapel mit 2000 m und P. aphyllus in den Cordilleren von Santiago mit 1800 m die höchsten Erhebungen erreichen.

Vergleich des chilenischen Areales mit dem Gesamtareal der Gattung. Wie aus der Literatur zu ersehen, kommen einige der chilenischen Arten auch in anderen Gebieten vor; nämlich P. heterophyllus und P. mutabilis auch in Peru; ebenso auch P. verticillatus (wenn dazu P. Poeppigii gehört) und P. tetrandrus. Ferner wird P. cuneifolius auch vom südlichen Brasilien und der Argentina verzeichnet. Alle diese Angaben, mit Ausnahme der letzteren, verlangen aber eine kritische Durchsicht; sind sie zutreffend, so gehören sie zu den zahlreichen Fällen, in welchen die Verbreitung systematischer Sippen der Flora Amerikas durch die Wüstengebiete des nördlichen Chile unterbrochen (Drimys, Chloraea) oder beschränkt wird (Calceolaria). Außer auf dem südamerikanischen Kontinent reichen auch in Australien und Neuseeland Phrygilanthus-Arten in die gemäßigte Zone der südlichen Halbkugel hinein. In die Physiognomie der chilenischen Vegetation bringen diese mit feuerfarbigen Blütenbüscheln geschmückten Parasiten einen tropischen Zug.

## IV. Systematik.

Es kann sich hier nicht um eine eingehende Beschreibung der beobachteten Arten handeln, sondern es soll nur untersucht werden, wie weit sie sich in die bereits vorhandenen systematischen Schemata einfügen; zum Schluß wird eine Übersicht der betreffenden Arten mit ihren Synonymen gegeben werden.

Die Charakteristik, welche zunächst Solereder l. c. von der Histologie der Loranthaceen entwirft, wird durch die vorstehenden Untersuchungen bestätigt, aber auch um einige Züge bereichert; so ist die Richtung der Lenticellen nicht nur senkrecht zur Längsausdehnung der Axe, sondern auch parallel zu ihr; die Haare sind nicht nur einzellig, sondern es gibt auch vielzellige Zotten; die Idioblasten innerhalb des Parenchyms sind von mannigfaltigerem Bau. Manche Arten, zumal P. cuneifolius, sind anatomisch gut charakterisiert. Im ganzen betrachtet, sind die untersuchten Phrygilanthusarten von vielförmigem innerem Bau.

Dagegen sind die auf die gröbere und feinere Morphologie von Blüte und Frucht gegründeten Angaben und systematischen Gruppierungen, wie sie bei der Benutzung von Herbarmaterial die geläufigen sind, häufig genug unzureichend, und dies trotz allen Interesses, das seit der Durcharbeitung der Loranthaceen in DC. Prodr. (vol. IV, 1830) dieser Familie entgegengebracht wurde; es dürfte wenig Familien geben, bei denen eine bloße Herbarsystematik so von Übel ist, wie hier. Es ist bekannt, daß Eichler in der Flor. bras. von der großen Gattung Loranthus die kleinere Phrygilanthus abtrennte und daß van Tieghem in neuester Zeit auf dem Wege der Schaffung neuer Gattungen fortgeschritten ist; schließlich sind letztere von Engler z. T. wieder als

Sektionen umfassenderen Gattungen eingeordnet worden. Aber alle diese Rubrizierungen haben — ich urteile selbstverständlich nur über die mir genauer bekannten chilenischen Arten — nicht vermocht, eine natürliche Gruppierung zu begründen. Eine solche kann nur nach eingehender Kenntnis aller anatomischen und biologischen Verhältnisse gegeben werden: die Art und Weise der Anheftung auf dem Nährast, der Bau und die Farbe der Frucht geben phytographische Merkmale ersten Ranges, und gerade sie können an Herbarmaterial schwerlich studiert werden. So ist es gekommen, daß Eichler P. Poeppigii mit P. Sternbergianus als identisch betrachtete, bezw. beide unter P. verticillatus unterordnete und sogar, wenngleich vermutungsweise, P. Berteroi zu P. heterophyllus in Beziehung setzte. Aber auch in den von Engler redigierten Nachträgen zu den Nat. Pflanzenfam. wird nach dem einmal angenommenen Einteilungsgrunde des Blütennumerus P. tetrandrus von P. Berteroi getrennt, letzterer mit P. heterophyllus in derselben Sektion vereint und schließlich P. aphyllus ebenso mit P. tetrandrus in der gleichen Sektion untergebracht. Ich glaube nun nicht auf Grund der wenigen chilenischen Arten die Systematik der gesamten Gattung Phrygilanthus neugestalten zu dürfen, aber ich möchte doch wenigstens eine natürliche, d. h. allen Merkmalen Rechnung tragende Anordnung eben dieser chilenischen Arten versuchen. — Zunächst ist die Berechtigung der Versetzung von P. mutabilis in die Gattung Gaiodendron zu prüfen, welche von van Tieghem vorgeschlagen und von mehreren Autoren angenommen wurde. Da die van Tieghemschen Arbeiten in Chile fehlen, so kann ich seiner Beweisführung im einzelnen nicht nachgehen; aber nach allen in der Literatur vorliegenden Angaben über Gaiodendron ist mit dieser Gattung P. mutabilis schwerlich in Einklang zu bringen. Denn Gaiodendron umfaßt nichtparasitische Bäume, deren Früchte keine Viszinschicht enthalten und an deren krustiger Innenschicht acht Leisten nach innen vorspringen[1]; demgegenüber ist zu betonen, daß P. mutabilis ein echter Hemiparasit ist und daß seine Früchte (es standen mir leider nur unreife zur Verfügung) eine ebenso deutliche Viszinschicht als andere Arten haben. Aus diesen Gründen behalte ich die fragliche Art unter Phrygilanthus bei.

Vom Standpunkt der anatomischen Systematik aus war Phrygilanthus als eine vielförmige Gattung bezeichnet worden; vom blütenmorphologischen Gesichtspunkte aus ist dasselbe Urteil zu fällen, und räumt man den biologischen Charakteren des Holo- und Hemiparasitis-

---

1) Natürl. Pflanzenfam., l. c. pag. 178.

mus systematischen Wert ein, so kommen auch sie innerhalb der Gattung zum Ausdruck. Angesichts dieser Vielförmigkeit in allen Merkmalsgruppen ist es dann auch nicht ganz unberechtigt gewesen, wenn van Tieghem unsere Gattung in verschiedene kleinere auflöste, obwohl ich aus Zweckmäßigkeitsgründen mit Engler sie als Untergattungen betrachten möchte.

Die Gruppierung der chilenischen Phrygilanthus-Arten soll im folgenden Schema zum Ausdruck gebracht werden; obwohl dieses sich augenscheinlich nur auf morphologische und biologische Charaktere stützt, so wird es doch auch den Anforderungen der anatomischen Systematik gerecht, insofern die zugelassenen Arten auch anatomisch gekennzeichnet sind.

I. Fruticulus holoparasiticus aphyllus ruber Cactis quibusdam columnaribus insidens. Flores tetrameri. Baccae albo-roseae . . . . . . . 1. P. aphyllus.

II. Fruticuli vel frutices hemiparasitici foliis viridibus exornati.
  A. E basi truncorum radices aëreae (bdallorrhizae) erumpunt quae passim haustoriis ramo nutritori adsugillantur. Flores pentameri tepalis albis vel roseis. Baccae nigrae . . . . . . . . . . . . . 2. P. heterophyllus.
  B. Trunci radicibus aëreis destituti. Tepala rubra conspicua.
  1. Inflorescentiae omnes pluriflorae. Baccae flavae[1]).
    a) Flores ejusdem inflorescentiae omnes ternatim dispositi, hexameri. Tepala flava, deinde rubra . . . . . . . . 3. P. mutabilis.
    b) Flores ejusdem inflorescentiae ternati et solitarii; pentameri. Juan Fernandez. 4. P. Berteroi.
    c) Flores racemosi vel corymbosi.
      *α*) Bractea incrassata bracteolis lateralibus fere evanescentibus multoties major. Flores pentameri. . 5. P. Sternbergianus.
      *β*) Bractea et bracteolae fere aequales florem involucri trifidi instar foventes.

---

[1]) Baccae P. mutabilis flavae sunt fide Poeppigii; baccae P. Berteroi ignotae sunt.

o) Flores tetrameri. Folia viridilutescentia . . . . . . . . 6. P. tetrandrus.

oo) Flores pentameri. Folia viridiglaucescentia . . . . . . . 7. P. verticillatus.

2. Inflorescentiae axillares uniflorae (vel bitriflorae). Flores hexameri. Folia linearia. Baccae nigrae, nitidae caliculo conspicuo cylindrico coronatae . . . . . 8. P. cuneifolius.

Synonymie. Unter diese 8 zugelassenen Arten ordnen sich die zahlreichen aus Chile als Loranthus oder Phrygilanthus beschriebenen Loranthaceen wie folgt ein:

1. P. aphyllus (Miers) Eichl.; Loranthus aphyllus Miers; L. cactorum Hook. et Arn.; Tristerix aphyllus Don.

2. P. heterophyllus (R. et P.) Eichl.; Loranthus heterophyllus R. et P.; L. Eschscholtzianus Mart.; L. buxifolius Cham.; L. valdivianus Miqu.; L. radicans Ph. mscr.

3. P. mutabilis (Poepp. et Endl.) Eichl.; Loranthus mutabilis Poepp. et Endl.; Gaiodendron mutabile van Tiegh.

4. P. Berteroi (Hook. et Arn.) Eichl.; Loranthus Berteroi Hook. et Arn.; L. venetus Bert. mscr.; L. heterophyllus R. et P. var. in Gay, III, pag. 158; L. tetrandrus R. u. P. sec. Ph. Anat. Univ. Santiago 1856, pag. 159.

5. P. Sternbergianus (Roem. et Schult.) R.; Loranthus Sternbergianus Roem. et Schult.; L. glaucus Gill.

6. P. tetrandrus (R. et P.) Eichl.; Loranthus tetrandrus R. et P.; Tristerix tetrandrus Don. Weitere Synonyme in F. Philippi, Cat. plant. vasc. chil., pag. 110.

7. P. verticillatus (R. et P.) Eichl.; Loranthus verticillatus R. et P.; L. Poeppigii DC. — Die Originaldiagnose von R. et P. ist so unzureichend, daß nur durch Angabe der blaugrünen Färbung der Blätter und den Standort die Zurückführung des L. Poeppigii auf L. verticillatus möglich erscheint.

8. P. cuneifolius (R. et P.) Eichl.; Loranthus cuneifolius R. et P. einschließlich der var. linearifolius Gay, III, pag. 158; L. viscoideus Poepp. Die Diagnose von Loranthus pumilus Miers ex Schult. f. Syst. VII, 1649 (zitiert nach Ind. Kew), der sich in Chile finden soll, ist mir unzugänglich. — Im Herb. Mus. Nac. von Santiago werden Fragmente eines Loranthus aufbewahrt (Gay, No. 1518, aus Osorno), welche einer bisher nicht wieder aufgefundenen Art anzugehören scheinen.

Auszuschließende Arten. Phrygilanthus acutifolius (R. et P.) Eichl.; Loranthus acutifolius R. et P. var. chilensis DC. — P. corymbosus (Dietr.) Eichl.; L. glaucus R. et P.; L. caesius Spr. — P. ligustrinus Eichl.; L. ligustrifolius Presl. — L. ruficaulis Poepp. in Chile sec. Walp. Rep. II,. pag. 445; stammt aus Brasilien.

## Erklärung der Abbildungen.

**Fig. 1.** Phrygilanthus heterophyllus. *A.* Querschnitt des Blattes. *B.* Macerationspräparat aus dem Mesophyll; Teil eines Gefäßbündels mit frei verlaufenden Bastzellen.

**Fig. 2.** Stamm von P. cuneifolius an der Ansatzstelle, quer durchschnitten, die zunehmende Entwicklung von Rindenparenchym und Markstrahlen zeigend.

**Fig. 3.** Galle, von P. Sternbergianus auf Schinus dependens. *A.* der quer durchschnittene Tragast. *B.* der längs durchschnittene Stamm des Parasiten. Der schraffierte Teil ist der Holzkörper des Parasiten, der punktierte der parenchymatische Teil.

**Fig. 4.** Querschnitt der Rinde und eines Teils des Holzkörpers eines Pappelzweiges mit den intramatrikalen Saugsträngen (*A*) von P. tetrandrus.

**Fig. 5.** Junge Pflanze von P. heterophyllus, deren extramatrikale Saugstränge einen Zweig von Peumus boldus umschlingen.

**Fig. 6.** Querschnitt eines jungen extramatrikalen Saugstranges von P. heterophyllus.

**Fig. 7.** *A.* Flächenschnitt durch die Blattspitze von P. cuneifolius, die Pilzgalle zeigend; *B.* Peripherische Zellen der Galle mit den infizierenden Mycelien.

**Fig. 8.** Querschnitt durch den unterständigen Fruchtknoten einer Knospe von P. tetrandrus (vergl. den Text).

**Fig. 9.** Ebenso, aber aus einer jungen Frucht.

**Fig. 10.** Wie Fig. 9, aber von P. Sternbergianus.

**Fig. 11.** Querschnitt durch die Frucht von P. cuneifolius. *AB* Rindenparenchym; *BD* Stärke führendes Gewebe; *DE* Viszinschicht; *EF* zusammengedrückte Gefäßbündelschicht; *FG* Endosperm mit Stärke; *GH* Embryo.

**Fig. 12.** Querschnitt durch die junge Frucht von P. mutabilis.

**Fig. 13.** Querschnitt durch die Frucht von P. heterophyllus. *AB* Rindenparenchym mit purpurfarbigem Zellsaft; *BC* farbloses, inneres Parenchym; *CD* äußere Viszinschicht: *DE* Gefäßbündelschicht; *EF* innere Viszinschicht; *FG* zentrales Parenchym mit Leitungsgewebe zwischen Griffel und Scheitel des Kernes.

**Fig. 14.** Längsschnitt der reifen Frucht von P. heterophyllus ($^7/_1$). *a* Farbschicht unter der Schale; *b* äußere Viszinschicht; *c* gefäßbündelführende Schicht; *d* innere Viszinschicht im oberen Teile der Frucht; *e* Endosperm; *f* Embryo.

**Fig. 15.** Entleerter, vom Embryo verlassener Kern von P. tetrandrus, zu äußerst aus der Gefäßbündel- und Fettzellenschicht, zu innerst aus dem Endosperm bestehend.

**Fig. 16.** Längsschnitt der reifen Frucht von P. tetrandrus. Der Embryo (schwarz) vom Endosperm umgeben; die gefäßbündelführende, fett- und gerbstoffhaltige Schicht rot; die Viszinschicht grau.

**Fig. 17.** Längsschnitt durch den untersten Teil (Keimscheibe) des Embryo von P. heterophyllus; vergl. den Text.

**Fig. 18.** Querschnitt durch ein junges Haustorium von P. heterophyllus, welches sich auf einem Zweig von Peumus boldus festgesetzt hat; vergl. den Text.

Santiago, im November 1906.

## **Druckfehler und Berichtigungen** zu:

# Bau und Leben der chilenischen Loranthacee Phrygilanthus aphyllus.

*Flora, Bd. 93 (1904), pag. 271—297.*

pag. 272, Zeile 5 von oben lies Rivadavia statt Riradavia
„ 277 „ 8 „ unten „ **Längsschnitte** statt Querschnitte
„ 289 „ 15 „ oben „ **Kappe** statt Klappe
„ 293 „ 15 „ „ „ behandeln statt behandel
„ 293 „ 8 „ unten „ Flecken statt Flocken.

Zu Seite 283: Der nördlichste Fundort ist Chañarcillo in der Prov. Atacama, 27° 45'.

---

# Über Lebensdauer der Sträucher.

Von Dr. **Friederich Kanngießer.**

(Mit 2 Abbildungen im Texte.)

Über die Lebensdauer der Pflanzen liegen uns zwei Werke[1]) vor, die den Nachteil haben, daß sie so gut wie gar keine Zahlenwerte aufweisen. Über die Lebensdauer der Bäume war im Jahrgang 1906 der Allgem. Forst- u. Jagdztg. die Rede. Mit der Lebensdauer der Sträucher werden sich die folgenden Zeilen befassen. Als Gerüst zum Aufbau des Materials diene das natürliche System.

## A. Koniferen.

Juniperus communis. Ein nur 1 m hoher Wacholderbusch aus den Waldungen des nördlichen Taunus zeigte bei 48 mm Stammdurchmesser 108 Jahrringe. Die mittlere Ringbreite (m.R.) betrug $^{1}/_{3}$ mm (aus einer Reihe diesbezüglichen Untersuchungen). Ein norwegisches Exemplar war 297jährig bei 33 cm Durchmesser (Dm.) (F. C. Schübeler, Die Pflanzenwelt Norwegens, Christiana 1873—75). Ein noch gesundes Stämmchen von 8,3 cm Basisdurchmesser von der Halbinsel Kola war 544 Jahre alt geworden. M. R. 0,15. (A. O. Kihlman, Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland, Helsingfors 1890.) Aus einer Anzahl hervorragend starker Wacholder sollen nur die beiden stärksten erwähnt werden. Der eine steht im Park des Gutes Hüffe,

---

[1]) C. F. W. Jessen, Über die Lebensdauer der Gewächse. Nov. act. Acad. Caes. Leop. Carolinae Naturae curiosorum, Bd. XVII, Breslau u. Bonn 1855.

F. Hildebrand, Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwicklung. In Englers botan. Jahrbuch II, Heft 1 und 2, Leipzig 1881.

Kreis Lübbecke in Westfalen. Er hat einen Umfang (U.) von 2,20 m, eine Schaftlänge (Sl.) von 10 m und eine Höhe (H.) von 15 m (E. Schieckmann, Westfalens bemerkenswerte Bäume, 1904). Der andere stand im Kirchspiel Ermas in Livland. Er ist leider eingegangen. Zwei Männer konnten ihn kaum umspannen (Willkomms, Forstliche Flora, 1887). Wenn wir die m. R. des Wacholders günstigen Falls zu 1 mm annehmen, so wäre der zuletzt erwähnte Baum mindestens 500jährig geworden. Doch ist zu bedenken, daß bei Wacholder schon an der Basis vertikale Gabelung(en) stattfinden und somit Scheinstämmchen gebildet werden können. Zuweilen, wenn auch sehr selten, kann man bei Juniperus communis eine Bewurzelung der Seitenzweige konstatieren, besonders bei Exemplaren der Vegetationsgrenzen, wodurch das Absterben verlangsamt werden kann.

Juniperus nana. Über die Lebensdauer des Zwergwacholders finden sich einzelne Zahlenwerte in Kirchner etc., Die Koniferen und Gnetacen, 1906, zusammengestellt. Das älteste Stämmchen hatte eine m. R. von 0,37 mm. Es stammte aus 2600 m Alpenhöhe und war 103 Jahre alt geworden.

## B. Choripetalen.

### Amentacen.

Strauchweiden. Sie sind im hohen Norden an der Vegetationsgrenze die Vorposten der Pflanzenwelt. Sie treten dort hart an das Eismeer heran. Die oberirdischen Sprosse erreichen gewöhnlich kein hohes Alter, sondern wittern auf dem treibenden Mutterstock früher oder später ab. Außer Wurzelausschlag findet Adventivbewurzelung und Lohdenbildung statt. Von dieser Propagation machen die Sträucher der Vegetationsgrenzen ausgeprägteren Gebrauch, da infolge der Ungunst des Klimas die sexuelle Fortpflanzung häufig sehr beeinträchtigt, zuweilen völlig erloschen ist. Der Mutterstock einer Salix Myrsinites zeigte 99 Jahrringe bei 6,5 cm Dm. (Kihlmann). Auf ca. 200 Jahre wurde das kernfaule Stämmchen einer Salix arctica geschätzt, die bei m. R. von $^1/_5$ mm noch etwa 130 Jahrringe erkennen ließ (Gr. Kraus, Über Alter- und Dickenwachstumsverhältnisse ostgrönländischer Holzgewächse. Bot. Ztg. 1873).

Betula nana. Eine ostgrönländische Zwergbirke war 80jährig bei einem Stammhalbmesser von nur 6 mm, während ein 10jähriges Exemplar des Würzburger botanischen Gartens einen Wachstumsradius von 1,6 cm zeigte (Kraus). Das älteste Exemplar starker Zwergbirken aus dem Schongauer Hochmoor hatte $1^1/_3$ cm Durchmesser und ein 22jähriges Alter (Graf Leiningen, Humusablagerungen in den Alpen 1907).

Betula odorata. Ein 7,7 cm im Dm. haltendes Stämmchen von der Halbinsel Kola war mehr als 100jährig; ein gesundes 22 cm dickes Stämmchen von ebendort ließ 124 Jahrringe erkennen (Kihlmann).

Corylus Avellana. 1—20jährige Exemplare haben bei einer Höhe von 1,80 bis 9 m einen Brusthöhendurchmesser von 0,8 bis 7,6 cm (Th. Hartig, Die forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands, Berlin 1840). Die Maximalringbreite dieser auf günstigem Boden gewachsenen Haseln beträgt somit unter 2 mm. Die m. Rn. von 11—15jährigen Stocksprossen der Umgegend von Würzburg lag zwischen 0,7 und 1,9 mm (Über Alter und Dickenwachstum von Würzburger Wellenkalkpflanzen. Verhandlungen der med.-phys. Gesellschaft zu Würzburg 1905). Wir können daher 2 mm Ringbreite als Maximalwert den Altersschätzungen von Haseln zugrunde legen. Von berühmten Exemplaren sollen nur die hervorragendsten erwähnt werden. Die stärksten Haseln Schlesiens stehen im Wald bei Woidning, sie erreichen dort 82 bis 85 cm an Umfang (U.) (Th. Schube, Waldbuch von Schlesien 1906). Am Weiher bei Schilling steht eine Hasel von 1,10 m U. In 1$^1/_4$ m H. gehen 3 Stämme ab, deren stärkster 0,71 cm im U. mißt (Pfuhl, Naturw. Verein Posen, Botanik X, 1904). Im Forstbezirk Kujan sind mehrere Haseln, deren Stamm am Boden 1,80 m, in 1 m H. 80 cm U. erreicht (Conwentz, Forstbotan. Merkbuch, Westpreußen 1900). Im Dorf Moldewin stehen 2 alte Haseln, deren Fuß 3 m U. hat; aus beiden kommen 8 starke Stämme. Bei dem Dorf Chottschow steht ein alter Strauch mit starkem Stockausschlag. Der eine Hauptstamm hatte über 1 m U. (Winkelmann, Forstbotan. Merkb., Pommern 1905). Der 2$^1/_4$ m hohe Schaft der großen Hasel zu Tannenlohe bei Martinlamitz mißt am Stock 1,37 und in 1 m H. 1,05 m U. Die Gesamthöhe beträgt 8$^1/_2$ m. Das Alter wird auf ca. 80 Jahre veranschlagt (Fr. Stützer, Die größten, ältesten oder sonst merkwürdigen Bäume Bayerns 1—4, München 1891—1905). Einen Umfang von 1,50 m bei 10 m Baumhöhe hat eine Hasel im Eastwell-Park bei Kent (E. Step, Wayside and Woodland Trees, London 1905). Die stärkste Hasel dürfte diejenige sein, die bei Kleinseehamm am gleichnamigen See steht. Sie hat einen Stockumfang von 2,80 m nahe dem Boden. In etwa 30 cm Höhe teilt sich der Mutterstamm in 4 Stämme von 65 bis 100 cm U. (nach gütiger Mitteilung des Herrn Stützer). Nach oben besagtem dürfte ihr Alter auf ungefähr 200 Jahre zu veranschlagen sein. Nach Hartig beträgt das Maximalalter für Corylus (auch Colurna) 100 Jahre.

## Polycarpicae.

Clematis Vitalba. Die ältesten Waldreben waren 17, 25 und 41jährig geworden. Die letztere war $4^1/_2$ cm dick und bereits im Absterben. Der stärkste Holzkörperdurchmesser betrug 4,7 cm. Die m. R. zahlreicher Sektionen lag zwischen 0,41 und 2,61 mm (Einiges über Alter und Dickenwachstum von Jenenser Kalksträuchern. Naturw. Zeitschr., Jena 1906; desgl. Würzburger Wellenkalkpflanzen).

Berberis vulgaris. Zwei 24jährige Sprosse ein und desselben Wurzelstocks hatten trotzdem einen sehr differierenden Dickenzuwachs, nämlich 0,6 und 1,2 m. Rn. Der Dm. des stärksten Triebes betrug 4,8 cm (Würzb. Wellenk.).

Magnolia acuminata. Park zu Putbus: U. 1,10 m, H. 15 m (Winkelmann). Gutspark zu Benkhausen: 1,5 m U., 16 m H. Sie wird als 100jährig bezeichnet (Schlieckmann). In der Plantage zu Falkenberg: Magnolien bis 16 m H. und 1,80 m U. (Schube). Eine Magnolie zu Goodwood in Sussex hatte in 15 cm H. 94 cm U., in 1,22 m betrug derselbe noch 74 cm, H. 7 m. Eine andere von ebendort maß 1,20 m in 35 cm H., H. 11 m (Henry Phillips, Sylva Florifera, London 1823).

Laurus nobilis. 50jährig war z. Zt. des letzterwähnten Autors die Lorbeerhecke im Park zu Stanmore bei Brighton. Sie war 10 m hoch und 200 m lang. Die stärksten Stämme maßen in $^3/_4$ m Höhe 90 cm U. Daß der Lorbeer ein sehr hohes Alter erreichen kann, bewies der Lorbeerbaum der Syrer, der von Pausanias VII. 23 als einer der ältesten Bäume der damals bekannten Welt erwähnt wird.

## Cistifloren.

Helianthemum canum. Das graue Sonnenröschen ist eines der zierlichsten Sträucher. Es bleibt mit höchstens 15 cm Sproßlänge hinter seinen beiden nächstfolgenden Verwandten um ungefähr die Hälfte zurück, übertrifft sie jedoch an maximaler Lebensdauer. Das älteste und zugleich stärkste Exemplar zählte 28 Ringe am Kronendurchmesser der Wurzel, aus der die kurzlebigen Sprosse hervorgehen. Der betr. Dm. betrug $1^1/_2$ cm (Würzb. Wellenk.). Es gelangten, wie bei chamaecist. und polifol., nur die kräftigsten Exemplare zur Untersuchung.

Helianthemum chamaecistus. Das älteste gelbe Sonnenröschen war 24jährig, das stärkste maß $1^1/_5$ cm im Dm. (Aus je einem Dutzend Exemplare des nördlichen Taunus und des französischen Jura. Auf beiden Standorten dieselbe m. R. von 0,22 mm.)

Helianthemum polifolium. Das älteste weiße Sonnenröschen war 17jährig. Die stärkste Wurzelkronenbreite betrug 0,9 cm (Würzb. Wellenk.). Es sei hier bemerkt, daß auf dem Ockenheimer Hörnchen, das als Standort dieser seltenen Pflanze angegeben wird, keine Exemplare mehr zu finden sind!

### Terebinthinen.

Citrus Aurantium. In den Gärten von Versailles grünte noch der erste Orangenbaum, der nach Frankreich gebracht wurde. Im Jahre 1411 war er in Navarra gepflanzt und kam 89 Jahre später als Geschenk nach Frankreich. 1861 war er $4^1/_2$ Jahrhundert alt und unter dem Namen der „große Bourbon“ bekannt. Es war notwendig, seine Äste mit Drahtseilen zu befestigen. Trotz seines Alters war er frisch und gesund und brachte reichlich Blüten hervor. Auch im Kloster Sankt Sabine bei Rom wurde ein alter Orangenstock gezeigt (H. Wagner, Malerische Botanik, Leipzig 1861).

Ptelea trifoliata. Roemer beschreibt ein über 30 Jahre altes Exemplar, dessen Stamm eine Höhe von 4 m erreicht hat, aber seit 2 Jahren nur sehr kleine Blätter entwickelt, während sich gleichzeitig neue Triebe mit großen Blättern aus dem Wurzelstock entwickeln. Der alte Stamm scheint sein Lebensziel erreicht zu haben und wird durch neuen Nachwuchs ersetzt. Diese Pflanze erinnert, wie Roemer dazu bemerkt, an die eigentümliche Neigung vieler Gesträucher zu einer baumartigen Entwicklung. Macht sich eine solche entschieden geltend, so pflegt der sonstige Wurzelausschlag zurückzutreten, um sich erst dann wieder entscheidend geltend zu machen, sobald der baumartig entwickelte Stamm abzusterben beginnt. (Der Rosenstock am Dom zu Hildesheim 1892.)

Pistacia vera. Ein Exemplar des echten Pistazie aus dem Jardin des plantes in Paris hat bei ca. 120jährigem Alter 90 cm Umfang am Boden. Nach gütiger Mitteilung des Herrn Prof. Dr. Costantin (Frühjahr 1906).

### Frangulinen.

Evonymus europaeus. Das Pfaffenhütchen hat in den ersten Jahren einen Dickenzuwachs von $1^1/_2$ bis 3 mm pro anno. Die Sektion eines achtjährigen Stämmchens maß 6,2 cm im Dm. (Würzb. Wellenk.). Bei Hennersdorf steht ein Bäumchen von 52 cm U. und zu Pruskau ein ungewöhnlich starkes fünfstämmiges Exemplar. Der stärkste Sproß mißt 1,05 m U. (Schube). Dem Stock dürfte ein mindestens 100jähriges Alter zukommen.

Ilex aquifolium. Die Stechpalme zeigte in einer Basissektion von 68 cm U. 48 Jahrringe. Hiernach wurde die Stechpalme des Weilers Longuerai auf ca. 120 Jahre geschätzt. Sie hatte 1895 einen U. von 1,67 m in $1^1/_2$ m H. Die H. betrug ca. 20 m. Bei dem Weiher Conihout-de-Jumièges steht ebenfalls ein berühmtes Exemplar. Es hatte 1891 in 1 m H. 1,43 m U. H. $12^1/_2$ m. Alter ca. 100 Jahre (H. Gadeau de Kerville, Les vieux arbres de la Normandie, Paris-Rouen 1891 bis 1899). Die Stechpalmenhecke des Penny Hill Park zu Bagshot ist eine der berühmtesten Plantagen Englands. In einem Umkreis von mehr als 3 km ist der Park von dieser 1846 gepflanzten Hecke umgeben. Die Höhe derselben liegt zwischen 10 und 13 m, der Dm. zwischen 4 und 5 m. Die Dicke der stärksten, 60jährigen, Stämmchen beträgt ca. 60 bis 120 cm im U. Der stärkste Zweig mißt ungfähr 75 cm im Umkreis. (Nach gütigen Mitteilungen der Herren Perry und Caldwen.) In der Nähe der noch zu beschreibenden berühmten Haverbeckschen Rose befinden sich ebenfalls starke Stechpalmen, deren eine sogar einen Dachbalken für ein dortiges Bauernhaus geliefert hat. Im Gehege Adelinenthal des Fideikomisgutes Salzau dicht am See befindet sich ein Hülsenstrauch von 1,20 m U. in 40 cm H. In 60 cm H. teilt er sich in zwei Äste von 60 und 70 cm U. (W. Heering, Forstbotan. Merkbuch, Schleswig-Holstein 1906). In der Gemeinde Golzuin ein Hülsen von 1,43 m U. und 10 m H. Er gabelt sich bei $2^1/_2$ m. In der Gemeinde Volmerdingen ist ein Wurzelstock von 3,30 m U.; aus dem in $^1/_2$ m H. ein Stamm von 30 cm U. hervorgeht. Daneben der Hauptstamm von 1,5 m U., der sich in $1^1/_2$ m Höhe in drei aufwärts gehende Stämme von 90, 80 und 75 cm teilt. Höhe 10 m (Schlieckmann).

Vitis vinifera. Ein prächtiger Rebstock, einer der ältesten, wächst in Kalifornien. Die Verästelungen mußten durch Balkenwerk gestützt werden. U. ca. $1^1/_2$ m (Woche 1906). Ein hervorragend starker Weinstock wird in einem Glashaus der kgl. Domäne zu Cumberland Lodge bei Windsor gezogen. Er wurde gepflanzt von dem Könige Georg III. und ist 130 Jahre alt. Die Weinlaube breitet sich auf 45 m Länge aus. Der Stamm mißt an der Basis beinahe 1 m Dm. Die Hauptzweige gleichen Baumästen (L'Illustration 1906). Berühmt war die Weinlaube im Park zu Fontainebleau. Sie war gepflanzt z. Zt. Louis XV. Ihre Reben, deren einzelne vielleicht mehr denn 100 Jahre alt geworden, wurden durch den kalten Winter 1870 zerstört. 1872 fand nach Bodenreorganisation Wiederpflanzung statt. 1879 hatten die jungen Reben sehr unter dem harten Winter gelitten, was die Abholzung über dem

Boden notwendig machte. Die nunmehrigen Reben sind also 27jährig. Die stärksten haben einen Durchmesser von 7 cm. Die Laubenlänge beträgt $1^1/_3$ km (nach gütigen Mitteilungen des Herrn Lesimple, Februar 1907).

Rhamnus Frangula. Das Alter $1^1/_2$ bis 2 m hoher Faulbäume lag zwischen 16 und 25 Jahren. M. R. zwischen $^1/_2$ und 2 mm. Das älteste Stämmchen war 2,5 cm dick (Würzb. Wellenk.). Nach Hartig soll der Faulbaum selten 8 cm dick und 4 m hoch werden.

Rhamnus catharctica. Zwei 11jährige 3 m hohe Sträucher hatten m. Rn. von 2,1 mm. Dm. 4,6 cm (Würzb. Wellenk.). Zwischen Walldorf und Mönchsbruch in Hessen ein abgestorbener Kreuzdorn, der mit 30 Jahren sein Leben abgeschlossen hatte. Er war $5^1/_3$ m hoch und 3,6 cm dick. M. R. 1,2 mm. Nach Hartig soll Rhamnus catharctica 11 bis 16 cm dick werden und eine H. von $6^1/_2$ m erreichen. In der Oberförsterei Lindenbusch stehen Kreuzdorne von 50 bis 67 cm U. und 6 bis 7 m H. (Conwentz). Bei Brauchitschdorf steht ein $3^1/_2$ m hohes Bäumchen mit dem respektablen U. von 83 cm (Schube). Alter ca. 100jährig.

Buxus sempervirens. Der Buchs kann 5 bis 7 m hoch werden und $^1/_2$ m an Umfang erreichen. Berühmt ist sein Standort auf dem sog. Buchshügel Dorking in Surrey, wo er kleine Gehölze bildet (Step). In der Herrschaft Diwitz ein Buchsbaum 5 m H., 2 m Sl., 5 m Kronendurchmesser und $39^1/_2$ cm U. (Winkelmann). In einem Garten zu Nienberge $5^1/_2$ m H., 2,5 m Sl., 6 m Kronendurchmesser und 48 cm U. (Schieckmann). Zu Wollstein, U. 31 cm. Alter ca. 100 Jahre. Am Schloß von Rogalin stehen viele halbbaum-, halbstrauchartige Exemplare. Sie sollen so alt sein wie das Schloß, d. i. 130 Jahre (Pfuhl). Der Dickenzuwachs des Buxholzes ist notariell sehr gering.

Empetrum nigrum. Die Rauschbeere war in einem Exemplar der nördlichen Vegetationsgrenze 79 Jahre alt geworden. Es hatte einen größten Wachstumsradius von $6^1/_4$ mm und eine m. R. von nur 0,08 mm (Kihlman).

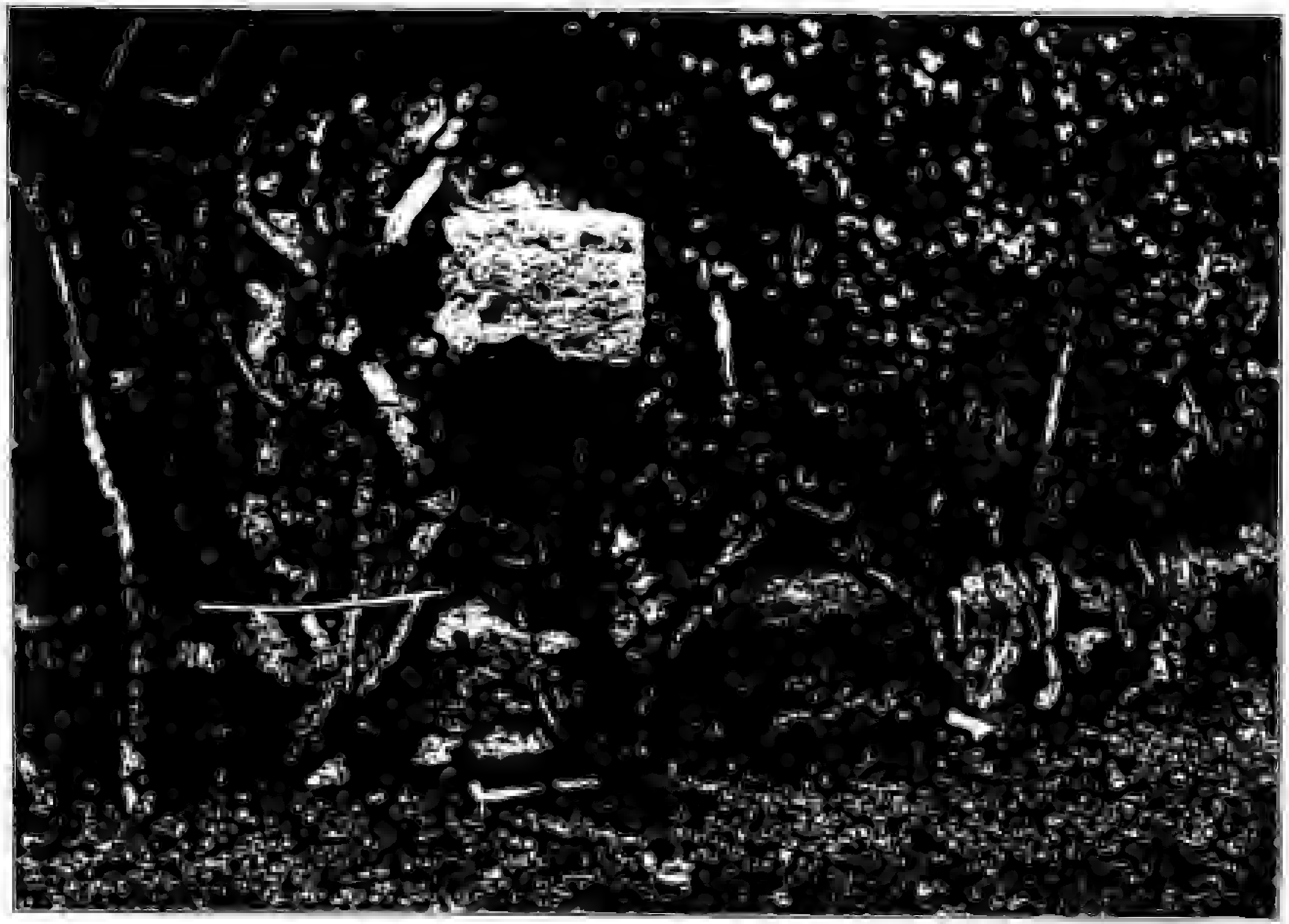
## Thymelaeinen.

Daphne Mezereum. Das älteste zahlreicher Exemplare aus dem Gutenberger Wald bei Würzburg war nur 4jährig. Ein Stämmchen aus dem französischen Jura war $1^1/_3$ cm dick und 24 Jahre alt. M. R. 0,36 mm.

Bei Rueckers stand bis 1904 ein $1^2/_3$ m hohes Seidelbastbäumchen, das 14 cm Umfang hatte. Noch heute steht bei Patschkey ein Strauch von 16 cm U. (Schube).

Epheu am roten Turm in Jena.

Phot. v. Zahnarzt Hahn.



Grundpartie der Epheuplantage am roten Turm.

Phot. v. Zahnarzt Hahn.

Daphne laureola. Ein 26jähriger Wurzelstock des Lorbeerkellerhalses aus dem französischen Jura hatte 3 cm Dm. Ein Stämmchen desselben war 11jährig und 1,6 cm dick.

Hippophae rhamnoides. Am Strand bei Howacht ein Exemplar von 60 cm U. (Heering). Im Sandberg bei Wilhelmshöhe kommen Stämme von 10,5 m H. und 72 cm U. vor (Forstbotanisches Merkbuch Hessen-Nassau).

Elaeagnus angustifolia. Ein Exemplar bei Hildesheim hatte bei 33jährigem Alter die seltene Höhe von 12 m bei einem Dm. von 35 cm (Roemer).

## Umbellifloren.

Cornus sanguinea. $1^1/_2$ m hohe 4—9jährige Stämmchen des roten Hornstrauchs hatten m. Rn. von 1—2 mm. Das älteste Stämmchen war 2,6 cm dick (Würzb. Wellenk.). Im Forst bei Smartave stehen Sträucher bis zu 38 cm U. (Schube). Ihr Alter dürfte mehr als 50jährig sein.

Cornus mas. Im Park zu Putbus ein Hauptstamm von fast 2 m U.; um ihn buschartig 8 Nebenstämme (Winkelmann). Im Wirtsgarten der Einöde Mühltal ein Wurzelstock von $2^1/_2$ m U. Er gliedert sich in eine größere Anzahl Stämme, deren Verzweigung in 2 m H. einsetzt (Stützer). Sein Alter dürfte ca. 300jährig sein.

Hedera helix. Von dem zahlreichen Material, das von starken Epheureben vorliegt, soll nur in Auswahl berichtet werden. Die Epheuplantage an der Leonhardskirche in Frankfurt a. M., die 1864 erfroren war, wurde 1865 durch drei junge nunmehr älter als 40jährige Reben erneuert. Nach im März 1906 ausgeführten Messungen beträgt ihr Umfang 10 cm über dem Boden 20, 22 und 23 cm, in Meterhöhe betragen die entsprechenden Maße 14, 18 und 19 cm. Die Anpflanzung bedeckt ca. 80 qm. Ein Zweig hatte bei 1,3 cm Dm. eine m. R. von 0,67 mm und 6jähriges Alter. Ein anderer Zweig war 2 cm dick und 8jährig. M. R. = $1^1/_4$ mm.

Eine der herrlichsten Epheuplantagen ist die am Turm in Jena (Löbdergraben 12). Sie ist in den beiden Bildern, die ich Herrn Zahnarzt Hahn verdanke, wiedergegeben. Sie bedeckt 1 Ar 20 qm. Ihr dichtbuschiger Anblick bietet dem Naturfreund einen unvergleichbaren Genuß. Schon von weitem wird man auf diese mächtige Anpflanzung aufmerksam gemacht, denn unter dem Dunkelgrün der Epheublätter erschallt laut der Chor des kleinen Sängervolks, das hier seine zahlreichen Nester gebaut hat. Wie das Photogramm ergibt, wird die

Plantage aus vier isolierten Stammpartien gebildet, die in dem zweiten Bild besonders wiedergegeben sind. Notizen, die ich Herrn Hahn verdanke, entnehme ich folgendes. Als Ende der 70er Jahre der Turm mit Backsteinmauerwerk erhöht wurde, stand der Epheu bereits, der damals nur bis an die Fenster der unteren Etage reichte, die Anpflanzung der Reben soll dem Turmumbau um einige Jahrzehnte vorausliegen. Der Boden soll $^1/_2$ m aufgeschüttet worden sein. Die Photogramme wurden Ende Februar 1906 hergestellt. Über die Dickenverhältnisse der Reben gibt $^1/_2$ m Stock Auskunft, der der stärksten Stammpartie aufgelegt, mit photographiert wurde.

Am nördlichen Tore der Stadt Stolpen in Sachsen soll nach Willkomms Forstlicher Flora ein berühmter Epheu stehen. Herr Bürgermeister Barth hatte die Liebenswürdigkeit auf diesbezügliche Anfragen folgendes zu erwidern: In stärkeren Exemplaren erscheint der Epheu an zwei Stellen der Stadt. Unterhalb des Siebenspitzenturms der nördlichen Festungsmauer und am Niedertore der Stadtmauer. Am ersteren Platz bedeckt er eine Fläche von 50 qm, an letzterem die Hälfte. Er umrankt malerisch den alten Torbau und umstrickt bis in die Wipfel hinauf mit vielen Stämmchen eine etwa 80 cm dicke Robinie. Es wurden am Stadttor Stämme bis 6 cm Dm. gemessen, während die Stämme an der Festungsmauer etwas weniger, $4^1/_2$ bis 5 cm im Dm. hielten. Selbst Äste, die über das Mauerwerk herabhängen oder dasselbe bekrönen, messen 3,5 cm (Februar 1907). Trotzdem sind dies unseres Erachtens keine Zahlenwerte, die Willkomm veranlaßt haben, einen jener Epheu, vermutlich den am Stadttor, als berühmt zu bezeichnen. Es ist aber die Möglichkeit nicht abzuweisen, daß sich diese Stämmchen zu je einer Wurzel von respektablem Umfang vereinigen. Aufschüttung wie Zuwerfung der Gräben soll nicht ausgeschlossen sein. Der beiden Epheu erinnern sich 70- und 80jährige Einwohner noch aus ihrer Schulzeit. Nachpflanzung soll nicht stattgefunden haben.

Willkomm erwähnt noch einen anderen berühmten Epheu, den auf Bergschloß Seebenstein in Unter-Österreich. Aus gefälliger Mitteilung der Schloßverwaltung ist zu entnehmen, daß der Dm. des dicksten Stammes 26 cm beträgt (Februar 1907). Eine der Mitteilung beigelegte Sektion eines 36 mm dicken Stämmchens jenes Epheugebildes zählte 25 Ringe (m. R. = 0,66 mm). Danach hätte der Mutterstamm ein ca. 200jähriges Alter. Sollten, wie gewöhnlich, die äußeren Ringe sich durch größere Enge auszeichnen, so mag es zutreffen, daß er, wie mir berichtet wurde, 400jährig sein soll.

80 cm im Umfang mißt ein Stämmchen, von dem Herr Stützer Mitteilung machte. Es klettert an einer Eiche im Park von Arkadiusberg bei Glorau empor. Herr Stützer hatte ferner die Liebenswürdigkeit mich auf zwei baumartige Epheustämmchen in Passenhofen am Starnberger See aufmerksam zu machen. Ihre Kronen sind laubenartig mit einander verwachsen.

Ein mächtiger Epheu, dessen Stamm mannsdick gewesen sein soll, stand zu Workington im Geburtshaus des verstorbenen Botanikers Hodgson (William Hodgson, Flora of Cumberland. Carlisle 1898). Der Epheu ist leider abgeholzt worden und ließ sich daher nichts näheres in Erfahrung bringen.

Der berühmteste Epheu stand — oder steht noch, denn diesbezügliche Anfragen blieben, wie leider so viele, unbeantwortet — zu Gignac bei Montpellier. Er hatte nach Wagner 1,80 m U. und war damals 440jährig, einer Altersangabe, die sich mit den erwähnten m. Rn. sehr gut verträgt.

### Saxifraginen.

Ribes rubrum. Einige Stämmchen hatten bei Dm. von 1 und 1,2 cm ein 4—11jähriges Alter. Ausgeprägte Wurzelpropagation. (Kihlman).

Ribes alpinum. Von der in Schlesien äußerst seltenen Alpenbeere sollen am Fleischergraben bei Blücherwald ein paar sehr alte Sträucher stehen (Schube).

### Rosifloren.

Wildrosen. Von mehr als 40, meist abgestorbenen Kalkrosensprossen waren die ältesten 14 bis 19 Jahre alt geworden. M. Rn. $^1/_2$ bis $1^1/_4$ mm. Die stärksten U. betrugen $16^1/_2$ und 19 cm. Diese stammten aus geschützter Lage, während die der austrocknenden Wirkung des Windes ausgesetzten Sprosse der Kalkhügel und öden Kalksteppen weniger dick und alt wurden. Ein Kalkrosenwurzelstock von 14 cm U. zählte 44 Jahre (Würzb. Wellenk. u. Jenenser Kalkstr.).

Am ältesten, nachweislich mindestens 400jährig ist der Wurzelstock der berühmten 1000jährigen Hildesheimer Rose (canina). Näheres vergl. Jenenser Kalksträucher op. cit. Sie hat acht Sprosse, deren Geburtsjahr angegeben. Der 1877er hat 1905 nicht mehr ausgeschlagen. Die Basismessung der einzelnen Sprosse habe ich während dreier Frühjahre, als die Belaubung noch nicht eingesetzt hatte, durch den Gärtner, Herrn Laue, vornehmen lassen. Ich stelle die Zahlenwerte der Umfänge der einzelnen Jahrgänge anbei in Tabellenform zusammen.

| | 1863 | 1877 | 1884 | 1892 | 1898 | 1898 | 1902 | 1902 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1905 | 14 | 12 | 15 | 13 | 4 | $5^1/_2$ | $4^1/_2$ | 7 |
| 1906 | 14 | — | 15 | 13 | 4 | 6 | 6 | 8,5 |
| 1907 | 15 | — | 16 | 14 | $4^1/_2$ | 7 | 7 | $9^1/_2$ |

Der älteste Hildesheimer Sproß wäre nunmehr also 44jährig. Der unterirdische Wurzelstock maß 1883 94 cm U.

Diesem Rosenstock gegenüber, ebenfalls im Domfriedhof, rechts von dem Eingang zur Annenkapelle, steht eine andere, auch als Klettergewächs gezogene Wildrose, deren Wurzelstock gleichfalls sehr alt sein soll. Der Umfang seiner drei Schüsse am Boden gemessen betrug zu Beginn des Jahres 1906 (und 1907) 5 ($7^1/_2$), 7 ($8^1/_2$) und 9 ($11^1/_2$) cm.

Über die Lüneburger „Tausendjährige“ entnehme ich Mitteilungen, die ich Herrn Pastor Wentz zu danken habe, das Folgende: Sie steht bei Haverbeck, südlich der nach Wilsede führenden Straße um den nördlichen Zipfel eines steilufrigen Forellenteiches. Es handelt sich nicht um einen Rosenstock, sondern um ein Rosengebüsch von 40 m U. Ob die einzelnen Sträucher in organischer Verbindung stehen, ist möglich, doch nicht festzustellen. Die Spezies soll Rosa canina sein. Die blaßroten Blüten nehmen sich innerhalb alter Wacholder, in denen ein Teil ihrer Sprosse emporschießt, besonders schön aus. Der kräftigste Sproß ist 1895 eingegangen. Um ihn herum aber waren junge Triebe aufgeschossen, die aufgeputzt und aufgebunden wurden. Leider hat man den abgestorbenen Sproß herausgehauen. Sein Stumpf ragt noch 1 cm schräg am Ufer über den Erdboden heraus. Er hat den mächtigen Umfang von 45 cm. Der nächst stärkste Trieb des Rosengebüsches hat die immerhin noch sehr bemerkenswerte Stärke von 25 cm in der Peripherie. Der drittstärkste Sproß mißt 18 cm. Die größte Trieblänge beträgt 7,60 m (März 1906). Die „Tausendjährige“ wurde zuerst erwähnt in Freudenthals Haidefahrten, Bd. I, 4. Bremen 1830.

Im Vorgarten des Hauses Hainerweg Nr. 134 in Frankfurt a. M. steht ein auffallend prächtiges Rosenhochstämmchen, dem Malton-Rosen aufokuliert sind. Die Gesamthöhe des geradwüchsigen Bäumchens beträgt 3 m, wovon 1,40 m auf die Schaftlänge entfallen. Die Kronenbreite beträgt 3 m und die Umfänge 28 cm am Boden, 22 cm in 1 m Höhe und 26 cm vor dem Abgang der Zweige. Der Dickenzuwachs muß infolge der Gartenpflege ein besonders günstiger gewesen sein, wenn sein Alter, wie angegeben wurde, nur 12 Jahre betragen soll (März 1906).

Eine Rosa rubrifolia aus Hildesheim war 25jährig. Sie verzweigte sich in vier Stämmchen, die eine immer dürftiger werdende Belaubung zeigten, während sich wie bei der erwähnten Ptelea und Tausendjährigen jüngere Ausläufer an dem Wurzelstock entwickelt hatten (Roemer).

Prumus spinosa. Es wurden von der Schlehe Kalkkrüppel wie Normalpflanzen untersucht. Je nachdem lag die mittlere Ringbreite zwischen $^1/_6$ und $1^1/_2$ mm, die H. zwischen $^1/_5$ und 2 m. Das älteste Exemplar war 47 Jahre alt geworden. Eine 15jährige Normalschlehe hatte 3,4 cm Dm. (Würzb. Wellenk.). Bei Bucz steht ein baumartiger Schlehdorn. Sl. 82 cm, U. 30 cm (Pfuhl). Alter ca. 40jährig.

Crataegus oxyacantha. Ein 45jähriges Weißdornstämmchen hatte 15 cm Dm. (Roemer) und somit m. R. $1^1/_2$ mm. Über das zahlreiche Material hervorragender Crataegi soll nur in Auswahl berichtet werden. Nach einem Weißdorn ist die Rue de la Belle Épine zu Bouquetot benannt. Das betreffende Exemplar (var Monogyna) ist 3,78 m hoch, Sl. 2 m, U. 2,21 m in 1 m H. (1891). Ein Holzstück aus diesem Baum zeigte 49 Ringe von 0,7 mm m. R., weshalb der Baum, unter Berücksichtigung der gewöhnlich breiteren Jugendringe, auf ca. 500 Jahre geschätzt wird (Gadeau de Kerville). In der Nähe des mecklenburgischen Dorfes Altenhagen stehen acht Weißdornstämme auf einem Wall parallel zur Düne. Sie sind bis 10 m hoch und haben durchschnittlich 2,40 m U., einige Abzweigungen noch 1,50 m (Winkelmann). Bei Möhrenhüll auf ärmlichstem Boden im Gehänge des steinigen Juraplateaus ist ein Cr. von $2^1/_2$ m U. Sein bis auf 40 cm ungeteilter Stamm spaltet sich von dort an in zwei Bruderstämme von 1,89 und 1,25 m U. In $2^1/_2$ m H. setzen die Äste an, deren der eine Stamm 8, der andere 9 von durchschnittlich 30 cm U. aufweist. Das feingegliederte Gewirr dorniger Zweige wölbt sich zu der $9^1/_2$ m hohen und ebenso breiten Krone (Stützer). Berühmt ist der Weißdorn im Garten der Gesellschaft Resource zu Soest. Er wird bereits im 16. Jahrhundert als alter Baum erwähnt und im 14. Jahrhundert wurden unter ihm an einem bestimmten Tag Geschenke verteilt. Er mißt $2^1/_2$ m im U. Die Sl. beträgt $1^1/_2$ m, die Höhe 7,5 m. Die wenigen Äste, die vom Stamm abgehen, sind gestützt. Die Laubkrone beschattet $^1/_2$ Ar (Schlickmann). Dieser Weißdorn wie der zu Möhrenhüll und Bouquetot werden als hohl vermerkt. Alte Holzgewächse sind ja nur in seltenen Fällen massiv.

Pirus torminalis. Ein 45 cm dicker Elsbeerenstubben war infolge seines feuchten Standortes ausnehmend breitringig. Er zählte ca. 65 Ringe (Winkelmann). Eine Elsbeere aus der fränkischen Ebene hatte einen Brh.-Dm. von 52 cm, H. 14 m, Anzahl der Jahrringe 140. Ein Exemplar aus dem Gramschätzer Wald, Muschelkalk, Brh.-Dm. 56 cm., H. 23 m, Anzahl der Jahrringe 230 (Tabelle der Forstabt. der Nürnberger Ausstellung 1906). Stämmchen aus den Oberförstereien Osche und Rehberg haben je 1,94 m U. in 1 m H. (Conwentz). Oberförsterei Rothenmüll ein Exemplar von 1,95 m U. in 1 m H. Die Elsbeere, eine in Deutschland nicht gerade häufig anzutreffende Pflanze, kann sich durch Wurzelbrut propagieren.

Sorbus Aria. Von einem Wurzelstock am Waldrand wurden zwei Stämme untersucht. Der älteste war 20jährig, $5^1/_2$ m hoch und 6,8 cm dick. M. R. 2 mm (Würzb. Wellenk.). An der Landstraße Moschin—Kurnitz stehen Bäume von 4—7 m H. und 16—66 cm U. (Pfuhl). Sie dürften 50 Jahre an Alter erreichen.

Sorbus domestica. Der Speierling ist in Deutschland sehr selten. Auf der Nürnberger Ausstellung war ein 43 cm dicker Stamm ausgestellt, der 140 Ringe auf der Sektion zählte. Die Baumhöhe betrug 21 m. Er stammte vom Muschelkalk des Gramschätzer Waldes. Stützer berichtet von einem über meterdicken Bäumchen zu Vrindsberg, dessen Alter auf mindestens 200 Jahre taxiert wird.

Cotoneaster integerrima. Ein nur 15 cm hoher Krüppelstrauch des Würzburger Wellenkalkes war 13jährig. M. R. $^1/_5$ mm.

Dryas octopetala. Ein 3 mm starkes Stämmchen zeigte 25 Jahrringe. M. R. 0,08 (Kraus). Denselben Dickenzuwachs wie dieses ostgrönländische Stämmchen zeigte ein Exemplar der russisch-lappländischen Vegetationsgrenze. Zur Hälfte kernfaul, ließ es im Holzmantel noch 108 Jahrringe erkennen (Kihlman).

## Leguminosen.

Spartium scoparium. Der Besenstrauch kann 20 cm U. erreichen und 12 Jahre alt werden. M. R. $1—3^1/_4$ mm.. Keine Wurzelpropagation (Naturw. Zeitschr. für Forst- und Landwirtschaft 1906).

Wistaria sinensis. Von Laien schlechtweg als Glycine bezeichnet. Seit 1816 in Europa eingeführt. An der Fassade des Hauptbaues Schulstraße 9 in Frankfurt a. M. eine 1857 gepflanzte Plantage. Febr. 1906 maßen die zwei benachbarten Reben in 10 cm H. je 27, in 1 m H. je 17 cm. Eine dritte, wahrscheinlich jüngere Rebe mißt 15 cm U. Der Zierstrauch bedeckt 45 qm. Gadeau de Kerville beschrieb in Le Naturaliste 1895 eine Wistarie des Hotels zur Rose in Saint Sever, die ca. 70 qm bedeckt. Der Stamm hatte 1895 in 1 m H. 68, ein Nebenstamm 51 cm U. in gleicher Höhe. Das Alter wurde auf 60 Jahre geschätzt. Eine noch stärkere Glycine sah der Verfasser im Garten des Herrn Prof. Dr. Mayor in Genf.

Cytisus laburnum. Der Goldregen kann 20 bis 25 cm Dm erreichen (Roemer).

Cytisus Adami. Ein Exemplar dieses berühmten Bastards aus dem Jardin des plantes zu Paris hatte im März 1906 einen Basisumfang von 40 cm und ein mehr als 63jähriges Alter. (Nach gef. Mitteilung des Herrn Prof. Dr. Costantin.)

### Myrtiflorae.

Myrtus communis. Ein Exemplar der spanischen breitblättrigen Abart stand zu Baddington und hatte 1724 eine Höhe von 6 m und ein Alter von 156 Jahren. Eine andere Myrte zu Sompting bei Worthing war 1821 $3^1/_2$ m hoch und ebenso breit. Ihr ca. 40jähriger Stamm maß 45 cm U. (Phillips). Sie existiert heute nicht mehr. Von einem alten Myrtenbaum zu Troezene, der wegen seiner durchlöcherten Blätter bekannt war, berichtet Pausanias I, 22 und II, 32.

## C. Sympetalen.

### Ericinen.

Rhododendra (exotica). Zu Rothay in England steht im Hotelgarten u. a. ein Rhododendron, das bei ca. 40jährigem Alter 38 cm U. über dem Boden hat. Ein rotblühendes (var. Blandianum?) in einem Garten zu Lancrigy bei Grasmere ist 4,20 m hoch und mißt in 60 cm H. 1,20 m U. Es teilt sich hier in 5 Äste. Die beiden dicksten Stämmchen sind verwachsen und messen 90 cm. Der Strauch wurde wahrscheinlich kurz nach 1840 gepflanzt (nach gef. Mitteilung von Herrn Hayes, März 1906). Aus den herrlichen Rhododendronanlagen des Jesmond Dene bei New Castle seien nur zwei besonders kräftige Exemplare erwähnt. Das eine mißt 60 cm in 15 cm H. Der Umfang des Strauches beträgt 9 m. Das andere hat 8 m Kronenumfang und 53 cm im Umkreis in $^1/_4$ m H. (Februar 1906). Das Alter beider Sträucher wird auf ca. 45jährig veranschlagt

Rhododendron ferrugineum. Die älteste von 10 starken rostblättrigen Alpenrosen war 46jährig. Dm. 2 cm. Vom Tobblach (Graf Leiningen: Humusablagerungen in den Alpen, 1907).

Rhododendron hirsutum. Ein hervorragend starkes Exemplar von 1,7 cm Dm. war 54jährig. Es stammte vom Achensee (desgl.).

Phyllodoce coerulea. Ein Exemplar von der Halbinsel Kola hatte einen Wachstumsradius von 2,7 mm, war kernfaul und ließ noch 35 Jahrringe erkennen. M. R. 0,08 mm (Kihlman).

Loiseluria procumbeus. Von ebendort, 64jährig, Wachstumsradius 6 mm. M. R. 0,08 (desgl.).

Arctostaphylos alpina. Mehr als 84jährig. M. R. 0,085 mm (desgl.).

Arctostaphylos uva ursi. Die gemeine Bärentraube. Das älteste Exemplar einer Sammlung aus Russisch-Lappland war 80jährig. M. R. 0,07 mm (desgl.). Nur 20jährig war das älteste Exemplar einer Sammlung vom Tobblach. M. R. 0,38 mm, Dm. 1 cm. Der stärkste Dm. eines anderen Exemplars, betrug 1,4 cm (Graf Leiningen).

Calluna vulgaris. Das älteste zahlreicher, teils abgestorbener, Exemplare aus den verschiedensten Gegenden war 42 Jahre alt geworden. Der Wurzelkronendurchmesser, zugleich der stärkste der untersuchten Exemplare betrug 22 mm. M. R. ca. $^2/_5$ mm. Keine Wurzelpropagation (vergl. Naturw. Ztschr. für Forst- u. Landwirtschaft, Jhrg. 1906, p. 55 und Graf Leiningen op. cit.).

Erica tetralix. Das älteste Exemplar aus holländischem Heidegrund war 19jährig. Dm. $5^1/_2$ mm an der Wurzelkrone. M. R. 0,18 mm. Keine Wurzelpropagation (desgl.).

Vaccinium uliginosum. Sumpfheidelbeere. Ein Exemplar vom Kaiser Franz Joseph-Fjord war 93jährig geworden. M. R. 0,032 mm (Kraus). Von der Halbinsel Kola wird ein 59jähriges Stämmchen beschrieben. M. R. 0,037 mm (Kihlman). Nur 25jährig war das älteste und mit $1^1/_2$ cm Dm. zugleich stärkste Exemplar von zahlreichen kräftigen Sumpfheidelbeeren aus bayerischem Hochmoor (Graf Leiningen).

Vaccinium Myrtillus. Die Heidelbeere propagiert sich vornehmlich durch Adventivbewurzelung. Der Holzkörper wird im Gebirge stärker, seine Lebensdauer größer als im Talgebiet. Der stärkste Dm. betrug $1^1/_3$ cm, die größte Lebensdauer des Holzkörpers 25 Jahre (desgl.).

## Contortae.

Olea europaea. Daß der Ölbaum eine beträchtliche Dicke und hohes Alter erreichen kann beweisen die acht Exemplare auf dem Ölberge bei Jerusalem. Der Nazarener soll unter ihrem Schatten gewandelt haben. In wie weit religiöse Legende vorliegt, läßt sich nicht eruieren, da weder der Umfang jener Exemplare angegeben wird noch Daten über den annuellen Dickenzuwachs des Ölbaums existieren. Sollen doch auch die Jahrringe der Olive nach Büsgen (Bau und Leben unserer Waldbäume, 1897) kaum oder nur mühevoll nachweisbar sein. Daß immerhin die Ölbäume ein ganz außergewöhnlich hohes Alter erreichen können, geht auch aus der Periegese des Pausanias hervor: Der Ölbaum zu Delos und der Olivenbaum auf der Akropolis wurden zu den ältesten Bäumen Griechenlands gezählt. Von letzterem wird berichtet, daß er von den Persern verbrannt und später aus dem Wurzelstock wieder ausgeschlagen habe. Der Baum in der Akademie zu Athen soll dem der Akropolis an Alter nahe gekommen sein. Berühmt war ferner der Kallistephanos genannte Ölbaum zu Olympia, aus dem den Siegern die Kränze geschnitten wurden. Zu Troezene stand ebenfalls eine alte Olive. Schließlich, auch aus seiner Zeit, erwähnt Pausanias noch zwei drehwüchsige Stämme zu Psipha und am Koryphon. Vielleicht finden sich die erwähnten Oliven auch noch bei anderen Schriftstellern erwähnt und könnte so ein historischer Nachweis des Alters dieser Bäume erbracht werden. — Ein alter Olivenhain ist auf dem Kap der Kaiserinnen an der Riviera.

Syringa vulgaris. Im großen Domhof zu Frankfurt a. M. stehen mächtige Flieder von ca. 5 m H. Der U. der stärksten Exemplare beträgt am Boden gemessen 60, 62 und 65 cm (Februar 1906). Bei Nd.-Dirsdorf steht ein Fliederstock mit zahlreichen Stämmchen bis zu 60 cm U. (Schube). Über das Alter liegen keine Angaben oder Vermutungen vor. Der Dickenzuwachs der Sträucher, selbst derjenige ein und derselben Spezies, ja ein und desselben Stocks, ist, wie wir gesehen haben, oft erheblich verschieden. Angaben, die nicht auf Zählung der Ringe beruhen oder aus Zuwachsbohrungen am Stämmchen selbst gewonnen sind, haben, auch aus Vergleichswerten gewonnen, wenig Verläßlichkeit. Immerhin steht die Dicke eines Stämmchens in einiger Beziehung zu seinem Alter und deshalb mag es auch gerechtfertigt sein besonders starke Exemplare in einem Aufsatz über Lebensdauer der Sträucher zu zitieren. Allerdings sei bemerkt, daß Sträucher in geschützter Lage, an wasserreichen Orten und in Gärten sich durch üppigeren Dicken- wie Höhenzuwachs auszeichnen.

Ligustrum vulgare. M. R. im Durchschnitt ziemlich konstant 1 mm. Ein 23jähriges Stämmchen hatte $4^1/_2$ cm Dm. (Würzb. Wellenk.).

## Labiaten.

Teucrium montunum. Aus dem französischen Jura und dem Jenenser wie Würzburger Kalkgebiet wurden ca. 50 Wurzelkronen, darunter auch von abgestorbenen Pflanzen, auf Alter und Dickenzuwachs untersucht. Die m. R. beträgt ca. $^1/_5$ mm. Der stärkste und älteste Berggamander maß $1^1/_3$ cm im Wurzelhals-Dm. bei 33jährigem Alter.

Globularia cordifolia. Dies zierlichste unter allen Sträuchern — seine Zweige schmiegen sich dem Gestein dicht an und seine Würzelchen ernähren sich aus der kärglichen Ackerkrume der Felsenritzen — kann trotz seiner Miniaturverhältnisse ein ansehnliches Alter erreichen. Aus dem französischen Jura wurden 15 Sträuchlein von 10—38jähr. Alter untersucht. Das letztere hatte einen Wurzelkronen-Dm. von $6^1/_2$ mm. Die m. Rn. lagen zwischen $^1/_{10}$ und $^1/_4$ mm.

Thymus chamaedrys. Ein Pflänzchen von ebendort zeigte 14 Ringe. Wurzelkronen-Dm. 3,2 mm. M. R. 0,15 mm. Die oberirdischen Zweige dieses, wie der beiden erwähnten Labiaten, sind nur von sehr kurzer Dauer.

Bignonia Catalpa. Das stärkste von einigen in Hochstämmen gezogenen Exemplaren aus dem Park zu Wachenheim hatte einen Boden-U. von 1,70 m und in 1 m H. von 1,40 m. Alter ca. 55—60 Jahre. (Nach gefl. Mitteilung von Herrn Stehli, Jan. 1906.)

Bignonia radicans. Von ebendort, im Absterben, bedeckte früher ca. 60 qm, jetzt nur noch 20 qm bis zu 12 m H. emporgezogen. U. des hohlen Stämmchens 60 cm in 1 m H. (desgl.).

### Rubiinen.

Lonicera coerulea. 9—16jährige Stämmchen von der Halbinsel Kola waren 7—14 mm dick. M. R. $^1/_2$ mm. Strauch propagiert sich durch Wurzelschößlinge, die entfernt vom Mutterstamm entstehen (Kihlman).

Lonicera periclymenum. Nach eingehenden Untersuchungen kann der Holzkörper des wilden Geißblattes ein 38jähriges Alter erreichen. Der Zuwachs beträgt im Mittel $^1/_3$ mm. Der dickste Holzkörper von Exemplaren des nördlichen Taunus hatte 2,3 cm Dm. (Naturw. Ztschr. f. Land- u. Forstwirtschaft 1906). An einem Lebensbaum in Sulau ein Geißblatt von 10 cm U. (Schube). Lonicera periclymenum ist durch Adventivbewurzelung propagationsfähig.

Viburnum alpinum, erreicht 20—25 cm Dm. (Roemer).

Viburnum Lantana. Das älteste von sechs starken bis zu 2,20 m hohen Sprossen hatte 2,9 cm Dm. und ein 21jähriges Alter. M. R. ca. 1 mm. Wurzelsprossung (Würzb. Wellenk.).

Viburnum opulus. Ein $2^1/_2$ m hoher Sproß eines Wurzelstocks war 11jährig. Dm. 3,3 cm. M. R. ca. $1^1/_2$ mm (desgl.).

Sambucus nigra. Von starken Hollundern soll nur in Auswahl berichtet werden. In einem Garten der Stadt Treptow steht ein Bäumchen von 1,35 m U. In 1,30 m H. ist es in zwei Äste von 82 und 102 cm U. geteilt. Die H. beträgt 7 m (Winkelmann). Zu Agnetendorf steht ein Hollunder von 1,52 m Brh. U. (am Boden 2 m). H. 8 m (Schube). Bei Bruck ein Holler von 1,70 m U. (nach gefl. Mitteilung des Herrn Stützer). Der stärkste Hollunder steht bei Tölz. Er hat in 1 m H. den stattlichen U. von 2,30 m. Der Baum teilt sich in $1^3/_4$ m H. in drei Stämme (Stützer). Eine Zuwachsbohrung von diesem, wie von einem 94 cm im Umfang haltenden Baum ergab in beiden Fällen eine m. R. von 4,1 mm. Das Alter der stärksten Stämme wäre also bestenfalls nur 100jährig. Der Hollunder ist überhaupt wegen seiner Raschwüchsigkeit bekannt, weshalb er auch da gepflanzt wird, wo es darauf ankommt in kürzester Zeit eine Hecke zu erzielen. Der Hollunder besetzt Stockausschlag.

Die klaffenden Lücken der vorliegenden Arbeit hätten mit mancher wertvollen Notiz gefüllt werden können, wenn in den botanischen Gärten die Sitte bestünde, bei Sträuchern (wie Bäumen) die Jahreszahl der Pflanzung dem Schildchen beizufügen. Es hätte dies mindestens dieselbe Berechtigung wie die Symbolisierung der ein- und zweijährigen Kräuter. Es wäre im Interesse der wissenschaftlichen Forschung sehr zu begrüßen, wenn mit der Ausführung des erwähnten Vorschlages da oder dort einmal der Anfang gemacht würde.

Zum Schluß der Abhandlung wollen wir deren wesentlichste Resultate kurz zusammenfassen. Da ergibt sich zunächst, daß die Sträucher, so unscheinbar sie auch zuweilen sein mögen, doch ein beträchtliches Alter erreichen können. Es kann nach Jahren, nach Dezennien, sogar nach Jahrhunderten zählen. Ja wir können die Lebensdauer derjenigen Sträucher als schier unbegrenzt bezeichnen, die mit Wurzelsprossung, Lohdenbildung und Adventivbewurzelung vegetieren, sofern wir derart entstandene Gewächse nur als Glieder eines ursprünglichen Samenpflänzchens betrachten[1]. Mag man hierüber auch geteilter Meinung sein, so wird man immerhin zugeben müssen, daß sich manche Sträucher an maximaler Lebensdauer zuweilen auch mit den Königen der Pflanzenwelt vergleichen können. Was aber die effektive Lebensdauer bedingt, worin diese begründet, wodurch sie etwa prädestiniert ist, darüber vermögen mir leider keine Auskunft zu geben. Denn weder die Größe noch die Verwandtschaft gibt eine Richtschnur. Nur soviel dürfte mit einiger Gewißheit zu schließen sein, daß ein Gehölz innerhalb seines Gebietes ad peripheriam wie ad altitudinem, wenn auch auf Kosten des Dickenzuwachses, an Gesamtlebensdauer gewinnt. Die beeinträchtigte sexuelle Propagation an den Vegetationsgrenzen wird durch eine Erhöhung der Lebensdauer ausgeglichen — und dies trotz der Ungunst des Klimas wie des Bodens. Mag Pflege auch das Leben verlängern, Entbehrung braucht es nicht immer zu verkürzen.

---

[1] Vergl. hierzu auch: Ein Beitrag zur Kritik der Lebensdauer. Aus der Natur, Jahrg. 1907.

# Über die weibliche Blüte von Juniperus communis.

Von **O. Renner**, München.

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

Die weibliche Blüte von Juniperus communis, überhaupt der Sektion Oxycedrus, ist bekanntlich dadurch merkwürdig, daß die 3 Samenanlagen, die sich an ihrer Spitze finden, mit dem letzten Blattwirtel des Blütensprosses alternieren. Mit dieser Tatsache, die die Morphologie schon viel beschäftigt hat, findet sich z. B. Eichler[1]) in der Weise ab, daß er sagt, jedes der 3 Fruchtblätter — denn als solche betrachtet er die Blätter des letzten Wirtels — trägt eine seitliche Samenanlage. Daß er diese trotzdem als axillär auffaßt, ebenso wie die gepaarten Samenanlagen bei Juniperus Sabina, geht aus einer anderen Stelle[2]) hervor, wo es heißt: „Quod denique ovulum interdum haud accurate ante squamae medium positum est (Juniperus), nil impedit, quominus pro organo vere axillari habeamus, quum huius quoque rationis analoga satis sunt cognita". Eine genauere Vorstellung von dem Zustandekommen der auffallenden Stellungsverhältnisse hat Strasburger[3]) sich zu bilden versucht. Er nimmt an, daß „von den zwei wohl ursprünglich vorhandenen Blüten (= Samenanlagen) jeder Schuppe infolge räumlicher Verhältnisse die eine stets abortierte, allmählich gar nicht mehr zur Entwicklung kam und schließlich in einseitiger Entwicklung konstant vererbt wurde". Eine eigentliche Alternanz der Samenanlagen mit den Fruchtblättern ist demnach bei Eichler und Strasburger nicht zugegeben. Dagegen nimmt Sachs[4]) die Verhältnisse, wie sie sind, ohne durch eine spekulative Konstruktion die Übereinstimmung mit gewissen morphologischen „Gesetzen" zu erzwingen: jede Samenanlage entspricht in ihrer Stellung einem Blatt, ist echt achsenbürtig wie die Ovula der Primulaceen, Kompositen usw. Und mit aller wünschenswerten Ausführlichkeit und Präzision spricht Schumann[5]) sich für diese Auffassung aus. Er erwägt dabei die schon von Strasburger[1]) gestreifte Möglichkeit, daß die Samenanlagen durch Reduktion von Sporophyllen entstanden sein könnten, wodurch ihre Stellung unter das normale Schema gebracht wäre, weist diese Vorstellung aber ab, mit einer kurzen Motivierung, die sich hauptsächlich auf die nahe Verwandtschaft zwischen Oxycedrus und Sabina gründet. Die Blätter des letzten Wirtels der Blüte sind auch für Sachs und für Schumann echte Karpelle — auf die Kontroverse bezüglich der Unterscheidung von Deckschuppe und Fruchtschuppe einzugehen, ist hier nicht der Ort — und gehören als solche zu den Samenanlagen, wenn eine enge Zusammengehörigkeit im morphologischen Sinne auch nicht besteht.

---

[1]) Eichler, Blütendiagramme I (1875), pag. 67; Coniferae in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. II, 1. Abt. (1889), pag. 101.

[2]) Ders., Coniferae in Martii Flora Brasiliensis, Vol. IV, pars I, 1857–63. Excursus morphologicus de formatione florum Gymnospermarum, pag. 446.

[3]) Strasburger, Die Coniferen und die Gnetaceen (1872), pag. 32.

[4]) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 2. Aufl. (1870), pag. 424, 404.

[5]) Schumann, Über die weiblichen Blüten der Coniferen. Verhandl. des Botan. Vereins der Provinz Brandenburg 1902, pag. 72 ff.

Vor kurzem ist nun Kubart[2]) zu einer Auffassung der weiblichen Blüte von Juniperus-Oxycedrus gekommen, die von der bisher geltenden beträchtlich abweicht. Er studierte die Entwicklungsgeschichte der Blüte, um festzustellen, erstens, ob von den drei hypothetischen abortierten Samenanlagen sich eine Spur nachweisen läßt, zweitens, ob in der Ontogenie tatsächlich eine Verschiebung der ursprünglich blattbürtigen Samenanlagen auf die zwischen den Karpellen gelegenen Achsenteile stattfindet. Das Ergebnis war negativ: Die ersten Anlagen der Ovula stehen in unverkennbarer Alternanz mit den sogenannten Fruchtblättern, und Anlegung abortierender Samenanlagen ist nicht zu beobachten. Damit glaubt Kubart den Nachweis erbracht zu haben, daß die sogenannten Fruchtblätter als steril, die Samenanlagen als reduzierte Sporophylle aufgefaßt werden müssen. Er beruft sich dabei auf die bekannten Fälle des Vorkommens nackter Samenanlagen bei gewissen Coniferen und auf die zuerst von Goebel[3]) beobachtete Erscheinung, daß in der männlichen Blüte von Juniperus communis der oberste Wirtel von Mikrosporophyllen durch einfache gestielte Pollensäcke repräsentiert wird. Die Wucherung, die nach der Bestäubung auf der Oberseite der sogenannten Fruchtblätter auftritt, wird dann von Kubart nicht als Homologon der Wucherung auf den Karpellen der übrigen Cupressineen, sondern als Element sui generis aufgefaßt und als „Arillargebilde" bezeichnet. Diese Deutung, um von der gewählten Bezeichnung ganz zu schweigen, kann ich übrigens nicht für eine notwendige Konsequenz der Kubartschen Auffassung der Samenanlagen halten. Auch anderswo beteiligen sich sterile Schuppen an der Zapfenbildung und können zwanglos als gehemmte Fruchtblätter betrachtet werden, die wohl die Fähigkeit zu ausgiebigem Wachstum und im Zusammenhange damit gewisse Eigentümlichkeiten der Gefäßbündelausbreitung besitzen — auch die sterilen Fruchtblätter von Juniperus (Sect. Sabina) virginiana zeigen nach Strasburger (l. c. p. 33) ein doppeltes Gefäßbündelsystem —, dagegen die Möglichkeit Samenanlagen zu produzieren verloren bezw. nie besessen haben.

---

[1]) Strasburger, l. c. pag. 33.

[2]) Bruno Kubart, Die weibliche Blüte von Juniperus communis L. Eine ontogenetisch-morphologische Studie. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissensch. in Wien, mathem.-naturwiss. Klasse, Bd. CXIV, Abt. 1, pag. 499 ff.

[3]) Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 695.

In der Literatur glaubt Kubart zwei Autoren zu finden, die seine Ansicht teilen, daß die Samenanlagen von Juniperus communis reduzierte Sporophylle darstellen. Das eine Zitat bei Kubart (pag. 502) ist Mohl[1]) entnommen: „Betrachten wir das weibliche Blütenkätzchen von Juniperus, Thuja, Cupressus, so werden wir seine Achse unmittelbar mit Carpellarblättern besetzt und dieselben nicht, wie bei Pinus, in den Achseln von Brakteen stehen finden. Man kann entweder annehmen, daß diese Carpellarblätter von Juniperus die metamorphosierten Blätter der Hauptachse des Kätzchens sind, oder man kann annehmen, daß sie, wie bei Pinus, sekundären Achsen angehören, und daß die ihnen zugehörigen Brakteen fehlgeschlagen sind, oder daß die Brakteen . . . mit dem Carpellarblatte aufs innigste verwachsen sind.“ Und Kubart bemerkt dazu, diese Darstellung enthalte „eine kleine Unrichtigkeit“; denn Deckblätter (= Fruchtblätter) seien bei Juniperus Sektion Sabina, Thuja und Cupressus vorhanden und fehlen nur bei Juniperus Sektion Oxycedrus. Aber Mohl berührt den Gegenstand gar nicht, der Kubart interessiert, und sagt, wie zu erwarten, auch nichts Unrichtiges; die Frage, die er erörtert, ist die nach der Möglichkeit einer Unterscheidung von Deckschuppe und Fruchtschuppe bei den Cupressineen. Nicht besser steht es mit dem zweiten Gewährsmann Kubarts. Sachs[2]) schreibt: „Die Samenanlagen alternieren anscheinend mit dem oberen dreigliedrigen Blattquirl und würden so ihrer Stellung nach selbst als metamorphosierte Blätter zu betrachten sein; die Blätter des oberen, mit ihnen alternierenden Quirls schwellen nach der Befruchtung an und bilden die Pulpa der blauen Wacholderbeere . . ., sie können daher als Karpelle bezeichnet werden“. Wie aus dem weiteren Zusammenhang hervorgeht[3]), handelt es sich für Sachs hier nur darum, die morphologische Dignität der Samenknospen festzustellen, zu entscheiden, ob sie einem Sproß, einem ganzen Blatt oder einem Blatteil gleichwertig sind. Er denkt gar nicht daran, die Samenanlagen von Juniperus communis für reduzierte Sporophylle zu halten, und die fleischig werdenden Blätter sind für ihn echte Karpelle. Der Begriff Karpell ist eben weder morphologisch noch organographisch streng einheitlich. Denn die Regel, daß die Karpelle Samenanlagen erzeugen, erleidet eine Ausnahme z. B. bei den Primulaceen, die andere, daß sie mit dem Schutz der heranwachsenden Samen betraut sind, bei Cycas. Allerdings müssen wir die Erzeugung der Samenanlagen durch Sporophylle als das Ursprüngliche, die abweichenden Fälle als abgeleitet betrachten.

---

[1]) Mohl, Vermischte Schriften botanischen Inhalts, 1845. IV. Über die männlichen Blüten der Coniferen, pag. 59.

[2]) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 2. Aufl. (1870), pag. 424.

[3]) Vergl. ebenda pag. 404: „Häufiger ist es, daß die Samenknospe . . . in der Stellung einem Blatt entspricht, wie bei Juniperus, den Primulaceen und Compositen“.

Kubart steht also, soweit ihm und mir die Literatur bekannt ist, mit seiner Ansicht allein. Und nun fragt es sich, ob sie der älteren gegenüber den Vorzug verdient. In den Ausführungen Schumanns, die Kubart nicht gekannt zu haben scheint, und die auch mir erst nach dem Abschluß meiner Untersuchungen bekannt wurden, ist eigentlich schon eine Widerlegung der Kubartschen Konstruktion enthalten, weil Schumann, wie oben erwähnt, seiner eigenen Deutung eine andere gegenüberstellt, die er ablehnt, und die mit der jetzt von Kubart vertretenen identisch ist. Auf die Begründung der Ablehnung ist im folgenden mehr Sorgfalt verwendet als bei Schumann, ohne daß neue Gesichtspunkte sich ergeben hätten.

Kubart verlangt, daß in der Ontogenie eine Andeutung der Verlagerungs- und Reduktionsvorgänge, ohne die die alte Auffassung nicht denkbar ist, sich müsse ermitteln lassen, wenn diese Auffassung zu Recht besteht. Er scheint aber zu vergessen, daß er für seine Deutung aus der Ontogenie ebensowenig einen Beleg erbringen kann; denn unter den Samenanlagen fehlt jeder Rest der hypothetischen Sporophylle, die sie einst getragen haben sollen, während an den letzten nackten Pollensäcken der männlichen Blüte die tragenden Sporophylle immerhin noch durch einen kurzen Stiel (nebenbei bemerkt ohne Gefäßbündel) repräsentiert sind. Die Entwicklungsgeschichte kann also hier wie in vielen anderen Fällen eine Entscheidung nicht bringen. Von zahllosen Veränderungen, die wir als in der Phylogenie vor sich gegangen postulieren, in erster Linie, wie sehr begreiflich, von Reduktionsvorgängen, ist in der Ontogenie nicht die schwächste Spur erhalten. Wir haben also vorläufig noch gar keinen Anhalt, ob wir die Stellung der Samenanlagen als abgeleitet und ihre Gestalt als ursprünglich betrachten sollen, wie Strasburger und Schumann meinen, oder umgekehrt die Stellung als ursprünglich und die Gestalt als abgeleitet, wie Kubart will.

Die Samenanlagen sind achsenbürtig und bilden den letzten Wirtel von Ausgliederungen am Blütensproß, daran läßt sich nichts deuteln, wenn man Schumann und Kubart Glauben schenkt. Nach Strasburger wäre immerhin noch ein Zusammenhang zwischen Fruchtblatt und seitlicher Samenanlage zu erkennen, doch kann ich aus der Zeichnung, auf die er verweist, ebensowenig etwas derartiges entnehmen wie aus eigenen Präparaten. Wenn nun ein weiterer akzessorischer Quirl von Ausgliederungen, die wohl rudimentär bleiben müssen, auftritt, so werden die Glieder dieses Wirtels sich in Alternanz mit den Samenanlagen und vor die Fruchtblätter stellen. Einen solchen Fall hat Kubart tatsächlich zu Gesicht bekommen und auf Tafel II in Fig. 10 und 11 abgebildet, und jedenfalls hält er ihn für eine wichtige Stütze seiner Auffassung. Für mich ist dieses Stellungsverhältnis nichts als eine notwendige Konsequenz der Tatsache, daß eben die Samenanlagen am Vegetationspunkt die Stelle von Blättern einnehmen. Die Frage, ob die Samenanlagen aus Sporophyllen durch Reduktion hervorgegangen sind, wird durch die Beobachtung Kubarts, nach meinem Dafürhalten wenigstens, gar nicht berührt.

Der einzige Weg, auf dem unter diesen Umständen eine einigermaßen wahrscheinliche Entscheidung sich erreichen läßt, ist der der *vergleichenden Betrachtung des ganzen Verwandtschaftskreises.* Kubart hat, wie es scheint aus prinzipiellen Gründen, auf dieses Hilfsmittel verzichtet. Und vielleicht legt er aus denselben Gründen der Tatsache kein Gewicht bei, daß das aus der Vergleichung gewonnene Material ohne Ausnahme gegen ihn spricht.

Es wird sich darum handeln, unter den Cupressineen nach Formen zu suchen, bei denen eine Reduktion der weiblichen Sporophylle zu nackten Samenanlagen ebenso unmittelbar zu verfolgen ist wie der entsprechende Vorgang in der männlichen Blüte von Juniperus communis. Am ursprünglichsten dürften die Verhältnisse bei Cupressus[1]) und Chamaecyparis sein. Bei der verhältnismäßig großen Zahl von Fruchtblattquirlen sind hier Reduktionsvorgänge am ehesten zu erwarten. Aber wenn der oberste Fruchtblattquirl nicht ganz normal, d. h. fertil ist, erscheint er steril, nie zu nackten Samenanlagen reduziert. Bei Thujopsis, Libocedrus, Thuja ist der oberste Fruchtblattwirtel sogar regelmäßig steril und oft zur sogenannten Columella verwachsen. Bei Fitzroya scheint etwas Ähnliches vorzukommen, bei Actinostrobus erhebt sich zwischen

---

1) Die Angaben sind Eichler entnommen (l. c. 1889), aber großenteils an Herbarmaterial geprüft.

den Samen ein ungegliederter Achsenfortsatz, der keine Blattorgane erkennen läßt. Bei Callitris (inkl. Frenela) sind dagegen Verhältnisse zu beobachten, die Kubart allenfalls für seine Auffassung in Anspruch nehmen könnte. Hier findet sich nämlich nach Parlatore[1]) (unter Frenela) eine „columna nunc obsoleta nunc magis minusve elongata, crassa aut angusta, tricruris ant triquetra“ und von diesem Gebilde gibt Bentham[2]), ebenfalls unter Frenela, an, es sei „sometimes apparently formed of abortive ovules“. Und noch genauer sind die Verhältnisse bei Bentham und Hooker[3]) geschildert, wo es von Callitris heißt: „semina . . . intima omnino abortiva columnae centrali adnata“. Eine solche „columna“ mit 3 „abortierten Samen“ aus einem reifen Zapfen von Callitris Mülleri ist in Fig. 1 dargestellt. Die drei seitlichen Ausgliederungen alternieren genau mit dem letzten Fruchtblattkreis, und wenn sie wirklich Samenanlagen wären, könnte man sie, wollte man Kubarts Deutung vertreten, vielleicht als zu Samenanlagen reduzierte Sporophylle betrachten. Aber nach einer genaueren Untersuchung der fraglichen Gebilde bei Callitris Mülleri kommt es mir sehr unwahrscheinlich vor, daß sie fehlgeschlagene Samen darstellen. Den Hauptanteil an der Bildung der ellipsoidischen Körper, der 3 seitlichen wie des mittleren terminalen, hat nämlich ein großer Harzraum, der von wenigen Schichten schwach sklerosierten Gewebes und von einer dickwandigen, spaltöffnungsfreien Epidermis überdeckt ist; von Mikropyle und Nucellus ist keine Spur vorhanden. Die „semina abortiva“ sind also nichts anderes als rudimentäre Ausgliederungen am Blütenvegetationspunkt, die man wohl als vergrößerte Fruchtblattprimordien ansehen darf. Zu dieser Deutung stimmt sehr gut, daß bei Callitris quadrivalvis von den 4 Schuppen, die den Zapfen bilden, die 2 oberen steril sind.

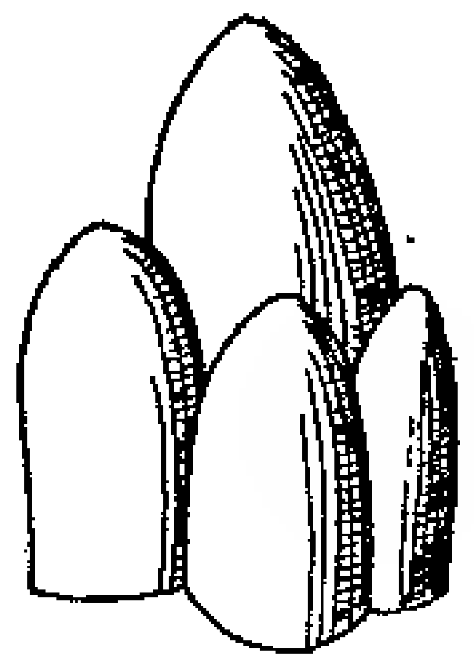


Fig. 1. Columella von Callitris Mülleri, etwa 10mal vergr.

Und genau dieselben Verhältnisse (von der Zahl der Samenanlagen abgesehen) wie bei Callitris quadrivalvis finden wir in der Sektion Sabina von Juniperus, also bei den nächsten Verwandten von Juniperus-Oxycedrus, auf deren Übereinstimmung es bei der Vergleichung natürlich in erster Linie ankommt. Die Figur 2 stellt eine weibliche Blüte von Juniperus Sabina dar, von oben gesehen. Fertil ist nur der untere der beiden zweigliedrigen Blattwirtel, die den Beerenzapfen bilden,

---

1) Parlatore, Coniferae in De Candolle Prodromus XVI, pag. 445.

2) Bentham, Flora Australiensis VI (1873), pag. 234.

3) Bentham et Hooker, Genera Plantarum III (1880), pag. 424.

nicht der obere, wie Kubart (p. 520) angibt. Auch Rikli[1]) trifft nicht das Rechte, wenn er meint, „die (4) Karpelle tragen am Grunde je eine Samenanlage“. Jedes Blatt des unteren Wirtels trägt nämlich in der Achsel ein Paar Samenanlagen (Fig. 2), häufig auch nur eine einzige seitliche, und zwischen den beiden fertilen Karpellen mit ihren Samenanlagen erstreckt sich ein schmaler Geweberücken, der die beiden sterilen, obersten Blätter verbindet und die Spitze der Blütenachse darstellt. Auch bei der dritten Sektion von Juniperus, bei Caryocedrus, wird die weibliche Blüte nach Eichler (Herbarmaterial stand mir leider nicht zur Verfügung) von drei bis vier dreigliedrigen Schuppenquirlen gebildet, von denen in der Regel nur einer der mittleren fruchtbar ist.

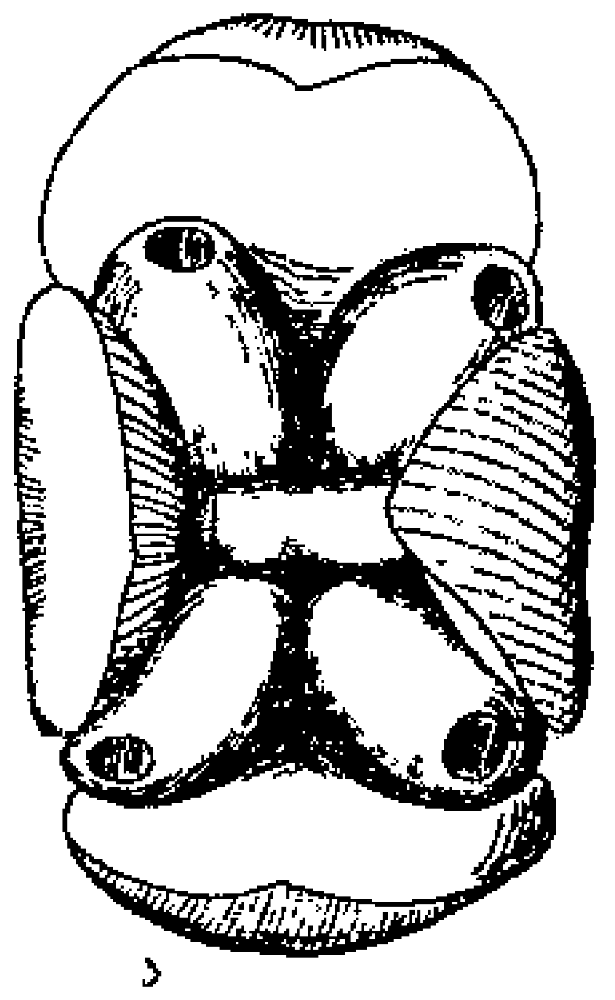


Fig. 2. Weibliche, nicht mehr junge Blüte von Juniperus sabina.

Schumann glaubt für seine Annahme, daß die Samenanlagen von Juniperus communis echt achsenbürtige Organe, aber doch nicht reduzierte Sporophylle seien, eine Beobachtung an Juniperus Sabina ins Feld führen zu müssen, die bei Berg und Schmidt[2]) als einfache Modifikation der Blütenentwicklung mitgeteilt ist, und die auch Schumann nicht als eigentlich teratologisch zu betrachten scheint. Die genannten Autoren wollen nämlich gelegentlich eine einzige mittelständige Samenanlage gefunden haben und bilden einen solchen Fall im Längsschnitt ab. Daß die Achse zwischen den oberen sterilen Fruchtblättern als keulenförmiger Körper sich fortsetzt, ist nach Schumann nicht sehr selten. Aber wie dieses Achsenende durch eine Samenanlage ersetzt werden soll, wobei die Fruchtblätter sämtlich steril bleiben, ist unverständlich, wenn man die Morphologie der normalen Blüte ins Auge faßt. Wenn derlei Fälle also tatsächlich vorkommen, so müssen sie als Mißbildungen angesehen werden, deren Verwendung für morphologisch-phylogenetische Spekulationen nicht gerechtfertigt ist. Auch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß bei Berg ein Beobachtungsfehler vorliegt, weil eine Reduktion der Samenanlagen bis auf eine einzige, natürlich in der Achsel eines unteren Fruchtblattes stehende, hin und wieder zu beobachten sein soll. Jedenfalls kann eine so merkwürdige Mitteilung nicht als sicher gegründet gelten, solange der Autor nicht ausdrücklich auf die Schwierigkeit der morphologischen Deutung hinweist.

---

1) Rikli, Juniperus sabina in Kirchner, Löw und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I (1906), pag. 332.

2) Berg u. Schmidt, Darstellung sämtlicher offizinellen Gewächse. 1854 bis 1863. Tafel XXX a.

Wenn also an der Spitze der weiblichen Blüten der Cupressineen eine Hemmung der Fruchtblattbildung eintritt, so kommt sie immer in einer Sterilisierung zum Ausdruck, nicht in einer Reduktion zu nackten Samenanlagen. Wo sterile Blätter an der Spitze fehlen, wie bei manchen Arten von Cupressus, ist jedenfalls nie ein Übergang zwischen fertilen Fruchtblättern und einzelnen Samenanlagen zu finden, so daß nichts für die Vermutung spricht, die innersten, höchst stehenden Samenanlagen könnten ganzen Sporophyllen gleichwertig sein.

Auch gewisse teratologische Vorkommnisse lassen sich eher für Strasburger verwenden als für Kubart. Daß bei Juniperus Oxycedrus die Einzahl des Fruchtblattwirtels durch Reduktion zustande gekommen sein dürfte, wird durch die Betrachtung der anderen Sektionen von Juniperus und der übrigen Cupressineen von vornherein wahrscheinlich. Tatsächlich ist nicht selten zu beobachten, daß die Zahl der Fruchtblätter an der Beere auf 6 vermehrt ist, was wir wohl als Rückschlag betrachten dürfen. Gewöhnlich sind die Blätter dieses akzessorischen unteren Quirls steril, sie haben also mit den Fruchtblättern nur das eine gemein, daß sie nach der Bestäubung stark wachsen, fleischig werden und so an der Bildung der „Beere“ sich beteiligen; in seltenen Fällen aber werden sie wenigstens zum Teil fertil, d. h. sie tragen in ihren Achseln Samenanlagen. Auf die Einzelheiten dieser Verhältnisse wird unten zurückzukommen sein. Nun findet man in den Blüten der Coniferen nirgends sterile Wirtel zwischen die fertilen eingeschaltet[1]), und diese Regel erleidet bei den abnormen Blüten von Juniperus communis keine Ausnahme, wenn man die Blätter des letzten Wirtels als fertile Karpelle betrachtet. Nach Kubarts Auffassung würde dagegen in einer solchen Blüte auf die unteren fertilen Fruchtblätter ein steriler Wirtel folgen und auf diesen wieder ein fertiler, in dem noch dazu die Sporophylle selbst vollständig unterdrückt wären. Es würde eine sprunghafte Änderung der Entwicklungsrichtung von einem Blattkreis zum anderen vorliegen, wie wir sie uns kaum als möglich vorstellen können.

Teratologica können freilich allen Erfahrungssätzen der Morphologie Hohn sprechen. Aber der abnorme Fall fügt sich so ungezwungen in die Reihe der übrigen angezogenen Daten ein, daß ich ihn nicht übergehen möchte, trotzdem ich glaube, daß die Ansicht Strasburgers auf dieses weitere begründende Moment nicht angewiesen ist.

---

[1]) Der von mir in Flora, Bd. 93 (1904), pag. 298 geschilderte Fall, daß in Zwitterblüten von J. communis die Karpelle von den Staubblättern durch einen sterilen Blattkreis getrennt sein können, gehört wegen der Ungleichwertigkeit der Sporophylle nicht hierher.

Viel wichtiger erscheinen mir die Resultate der vergleichenden Untersuchung. Nach Kubart ist die Beere von Juniperus communis mit der von Jun. Sabina nicht zu vergleichen; Juniperus-Oxycedrus mit seinem „Arillargebilde“ ist ein vollkommen aberranter Typus, ohne Homologie im Kreis der Cupressineen, überhaupt unter den Coniferen. Nach der alten Auffassung gibt es eine einzige Art von Beerenzapfen in den drei Formengruppen, die als Gattung Juniperus zusammengefaßt werden und unbestreitbar mit einander große Ähnlichkeit haben, und die Arten, die sich zunächst an Juniperus communis anschließen, die Arten der Sektion Oxycedrus, sind eine Formengruppe mit merkwürdig abgeleiteten Stellungsverhältnissen in der weiblichen Blüte, aber eine Gruppe, die durch die Sektionen Sabina und Caryocedrus engen Anschluß an die übrigen Cupressineen gewinnt. Die Konstruktion solcher zusammenhängenden Reihen pflegt dem „systematischen Gefühl“ mehr Befriedigung zu verschaffen als die Aufstellung isolierter, ohne Brücke weit von einander abstehender Typen, und um etwas weiteres kann es sich bei derlei Fragen ja nicht handeln.

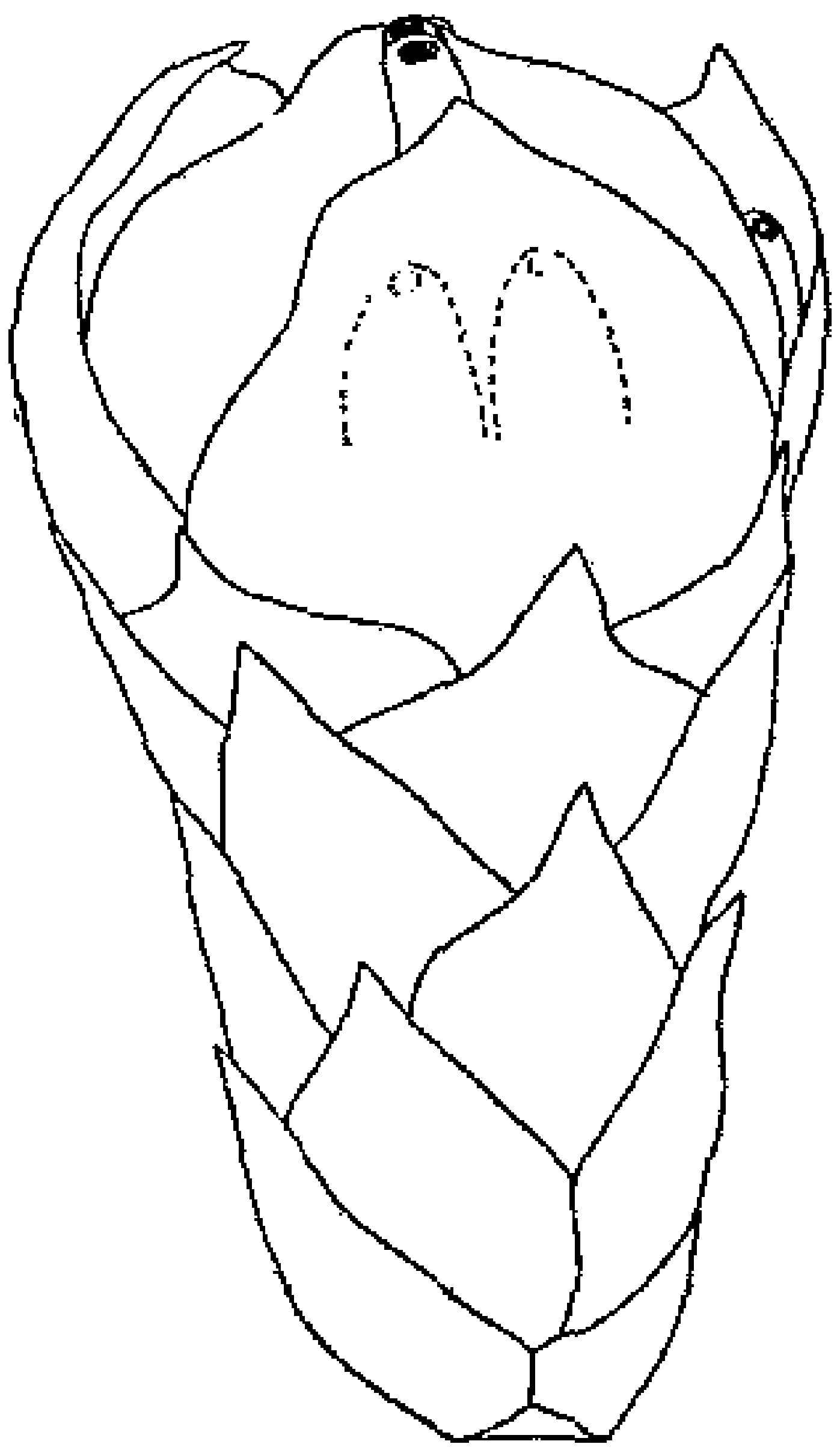


Fig. 3. Weibliche Blüte von J. communis mit 2 fertilen Fruchtblattkreisen.

Blüten von Juniperus communis mit einem zweiten fertilen Fruchtblattkreis scheinen noch nicht eingehender beschrieben zu sein. Der, soweit mir bekannt, einzige Autor, der ein solches Vorkommen überhaupt erwähnt, Schröter[1]), spricht nur davon, daß der akzessorische Fruchtblattkreis fertil werden kann. Es ist also vielleicht nicht überflüssig, einen derartigen Fall zu schildern. In einer Blüte, die ich vor einigen Jahren fand (Fig. 3—6), trugen zwei Blätter des unteren Wirtels je zwei Samenanlagen in der Achsel, das dritte Blatt war steril, und auf dem Gipfel der Blüte waren wie normal drei Samenanlagen ausgebildet. In einer anderen trug ein Blatt des unteren Kreises zwei Samenanlagen, das zweite eine einzige, das letzte war wieder steril. Die Samenanlagen des akzessorischen Wirtels waren bedeutend kleiner als die gipfelständigen, aber im übrigen ziemlich normal. Fig. 4 stellt einen Längsschnitt dar, der die Blütenspitze annähernd median getroffen hat. In der Lücke zwischen den beiden Fruchtblättern, die mit $c_1$ zusammen den oberen Wirtel bilden, stößt eine zu $c_2$ gehörende Samenanlage $o_2$ unmittelbar an die Samenanlage $o_1$ an; ebenso in Fig. 6. In Fig. 5 ist ein tangentialer Längsschnitt wiedergegeben; von den Paaren von Samenanlagen, die zu den beiden Fruchtblättern $c_2$ gehören, ist je eine getroffen, das Fruchtblatt $c_1$ ist ziemlich weit außen angeschnitten.

---

[1]) Kirchner, Löw u. Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I (1906), pag. 301. — Meine Angabe in Flora, Bd. 93 (1904), pag. 300, daß Parlatore entsprechende Fälle gekannt habe, beruht auf einem Mißverständnis, wie schon Kubart bemerkt hat.

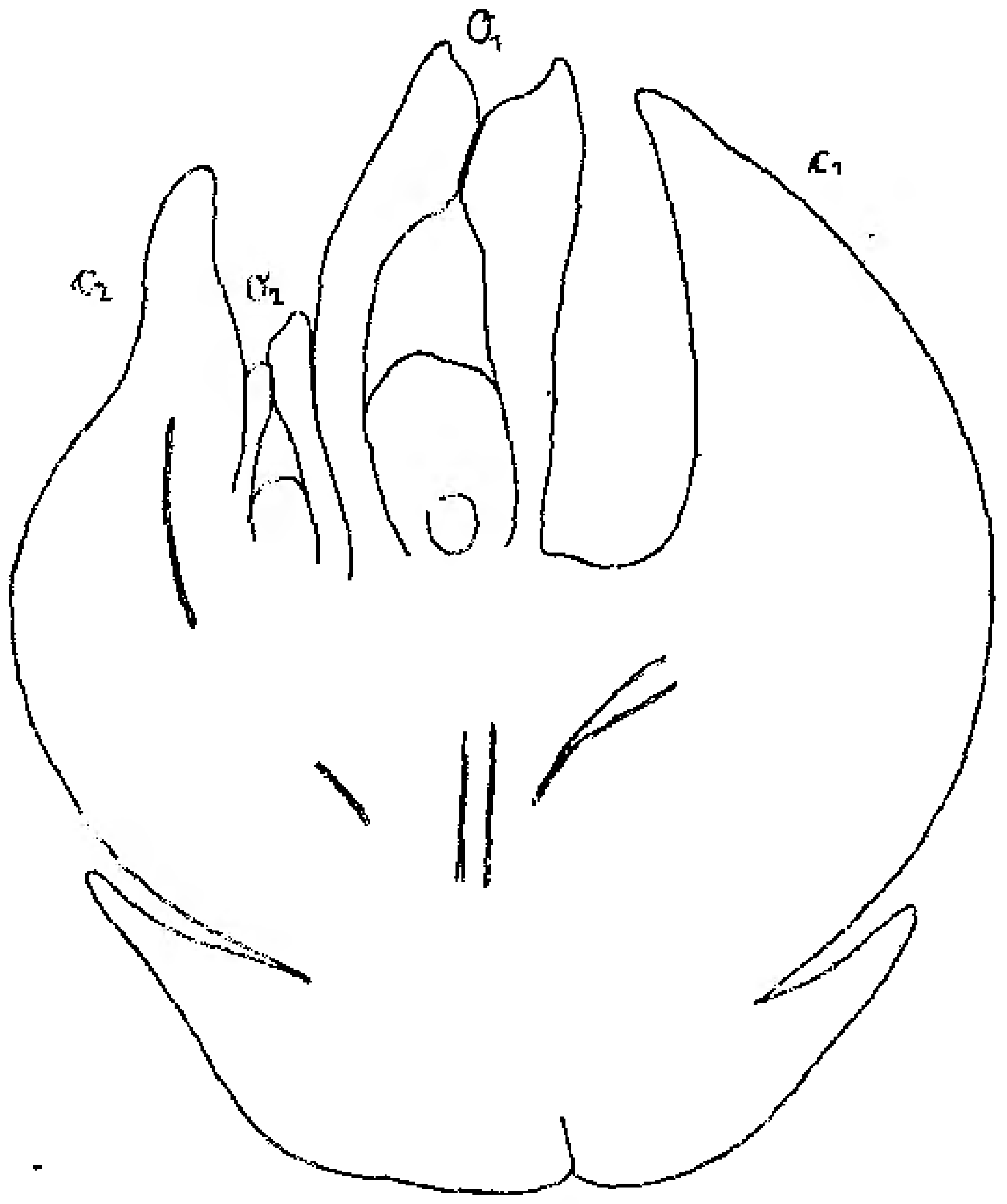


Fig. 4.

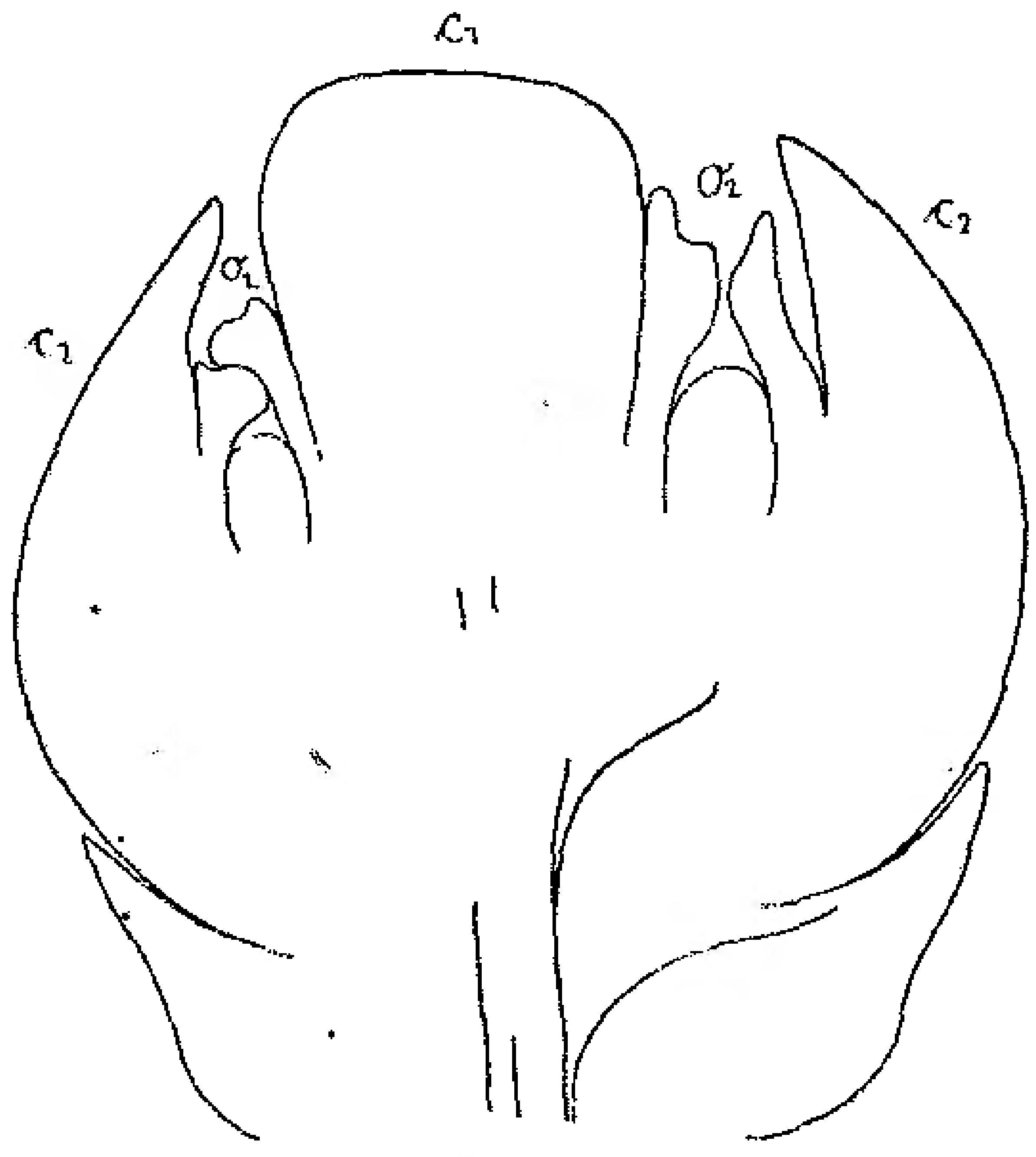


Fig. 5.

Fig. 4—6. Längsschnitte durch die in Fig. 3 dargestellte Blüte. $c_1$ Fruchtblätter des oberen Kreises, $o_1$ dazu gehörende Samenanlagen; $c_2$ Fruchtblätter des unteren Wirtels, $o_2$ die Samenanlagen in deren Achseln.

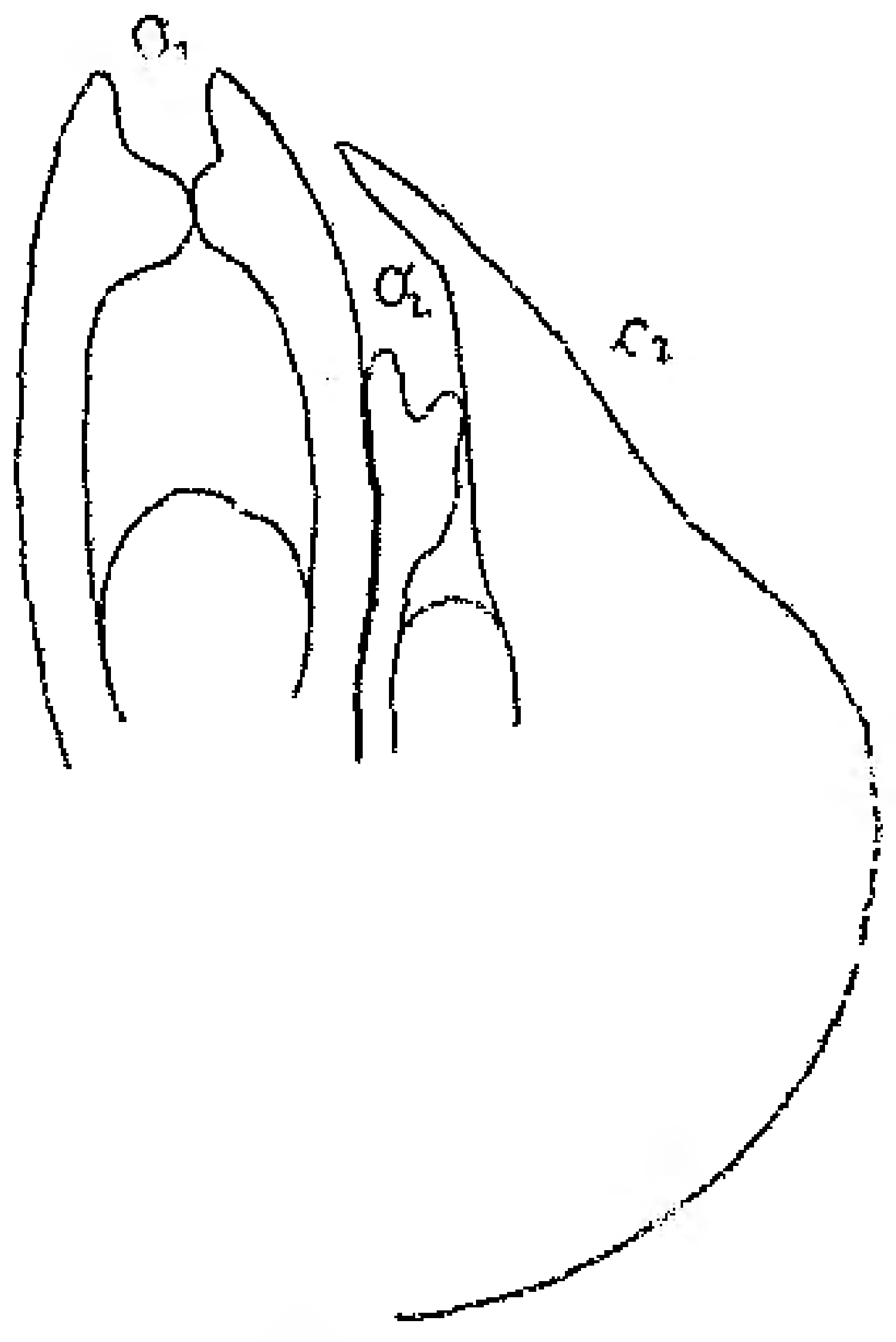
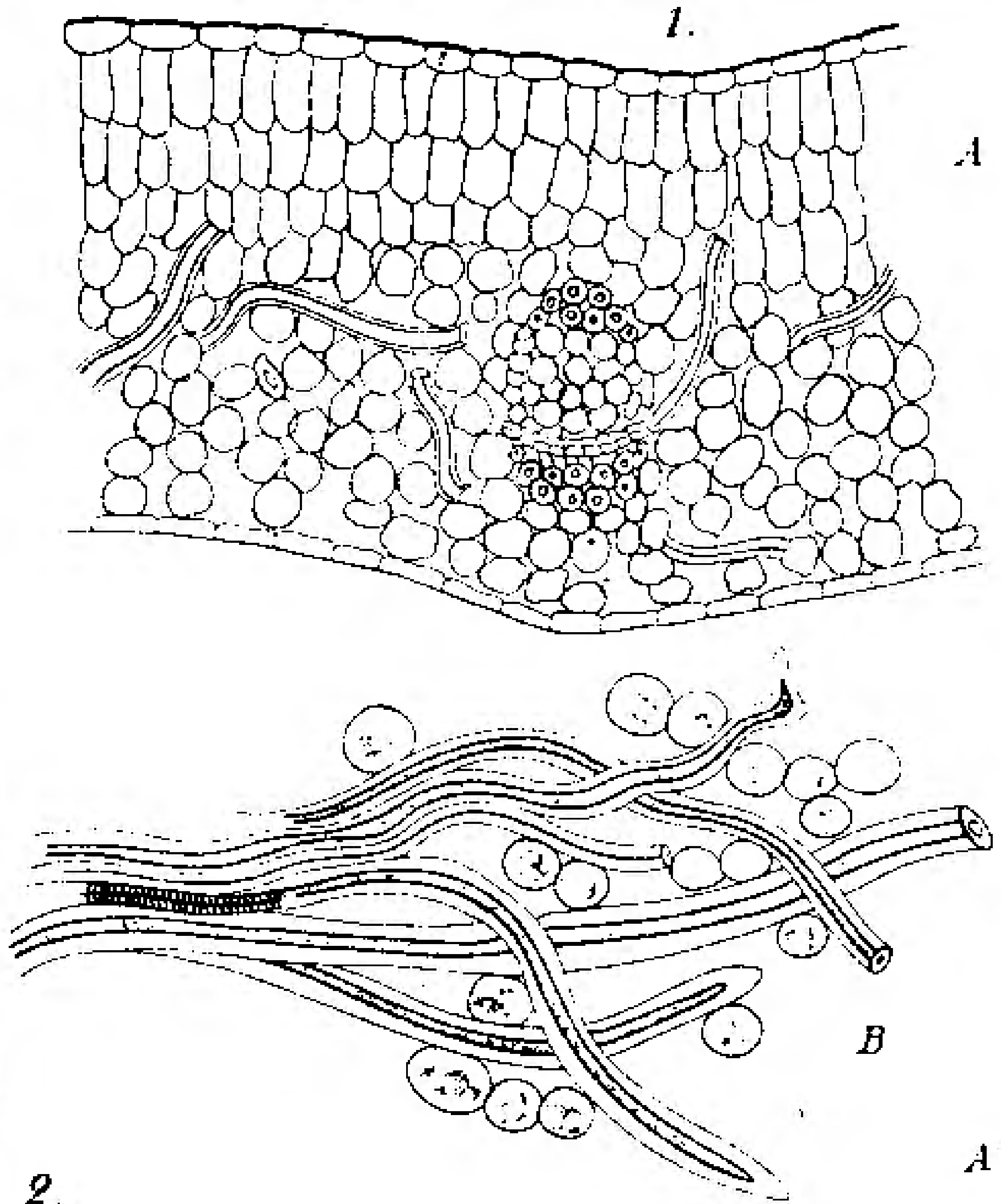


Fig. 6.

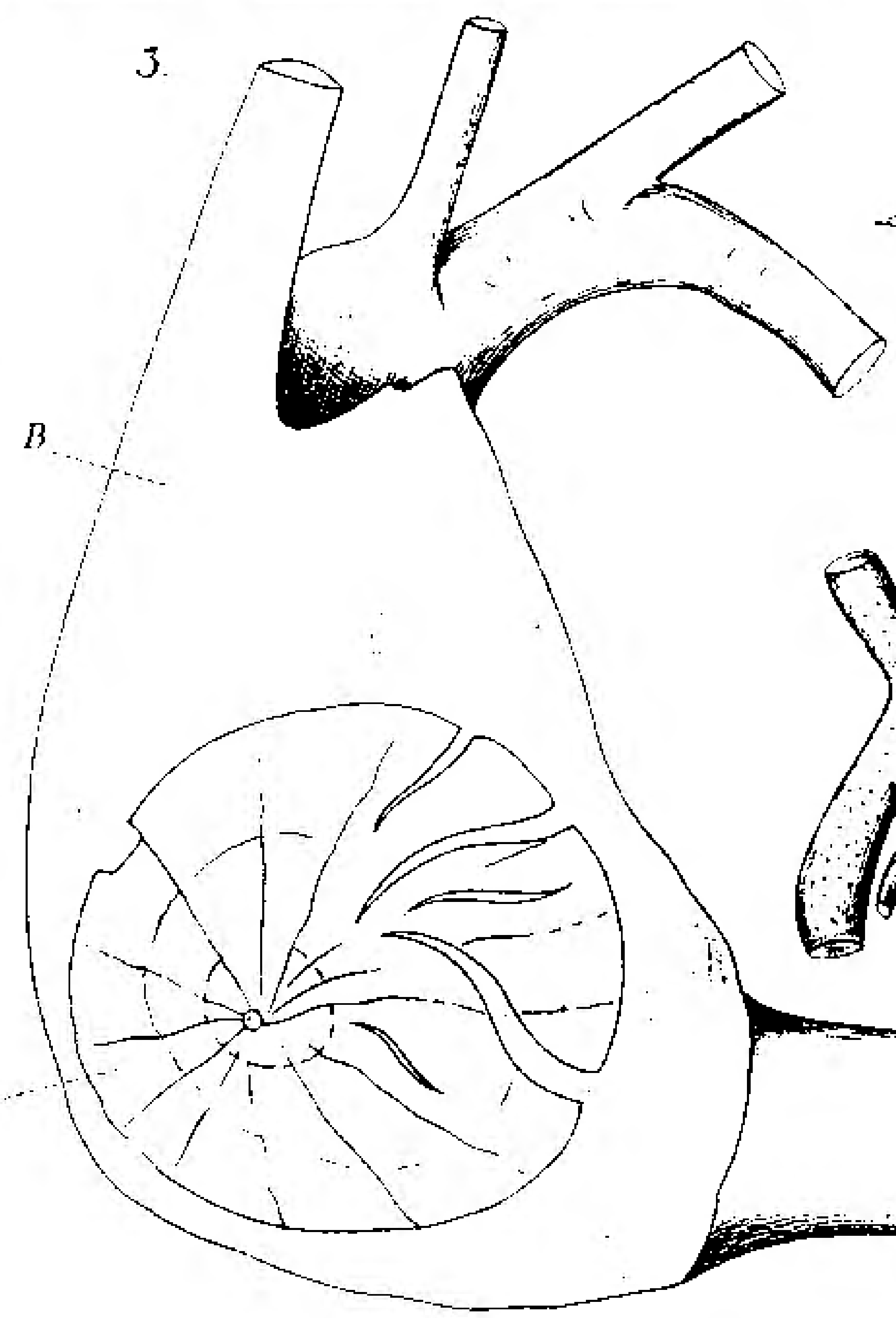
Bei der Samenanlage $o_2$ in Fig. 6 ist das Integument nur auf der dem Fruchtblatt abgewendeten Seite zur Ausbildung gekommen; der Ringwulst am Innenrand des Integuments, der sonst die Mikropyle verschließt, ist deshalb durch eine einseitige Wucherung ersetzt, die sich an das Fruchtblatt andrängt. Ob aus den akzessorischen Samenanlagen reife Samen hervorgehen können, wurde noch nicht festgestellt.

Das Auftreten gepaarter axillärer Samenanlagen bei Juniperus communis macht den Zusammenhang mit der Sektion Sabina besonders eng und kann auch als Stütze für die Annahme Strasburgers herangezogen werden. Es ist aber zu bedenken, daß bei Biota die Zahl der Samenanlagen im oberen fertilen Quirl auf 1 pro Fruchtblatt reduziert ist, während die Blätter des unteren Kreises je 2 tragen, und so bleibt die Möglichkeit offen, daß der jetzt einzige Fruchtblattwirtel von Juniperus communis nie mehr als drei Samenanlagen produziert hat. Freilich ist der Verschiebungsvorgang leichter vorzustellen, wenn man mit Strasburger von drei Paaren von Samenanlagen ausgeht.

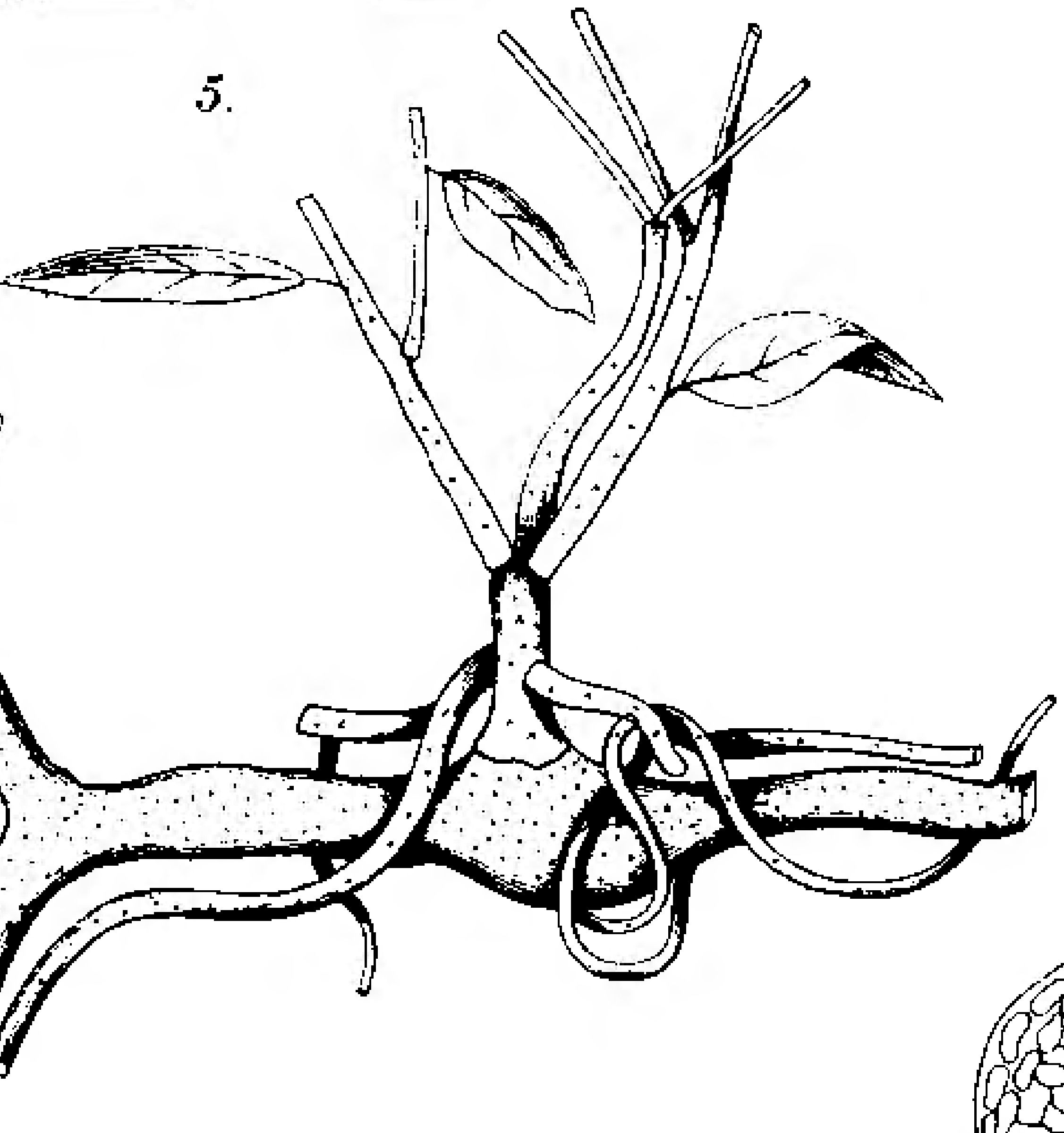
1.



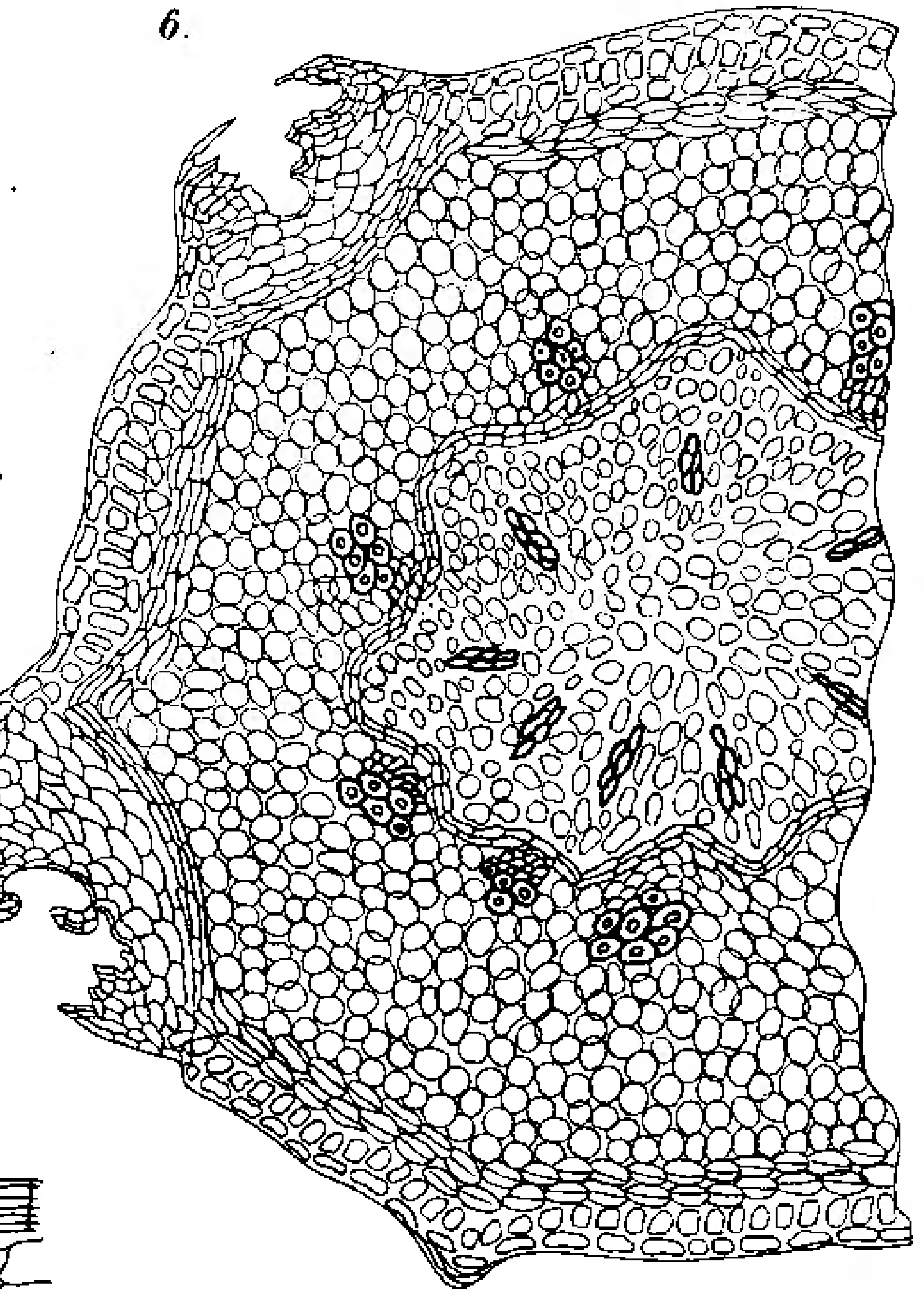
3.



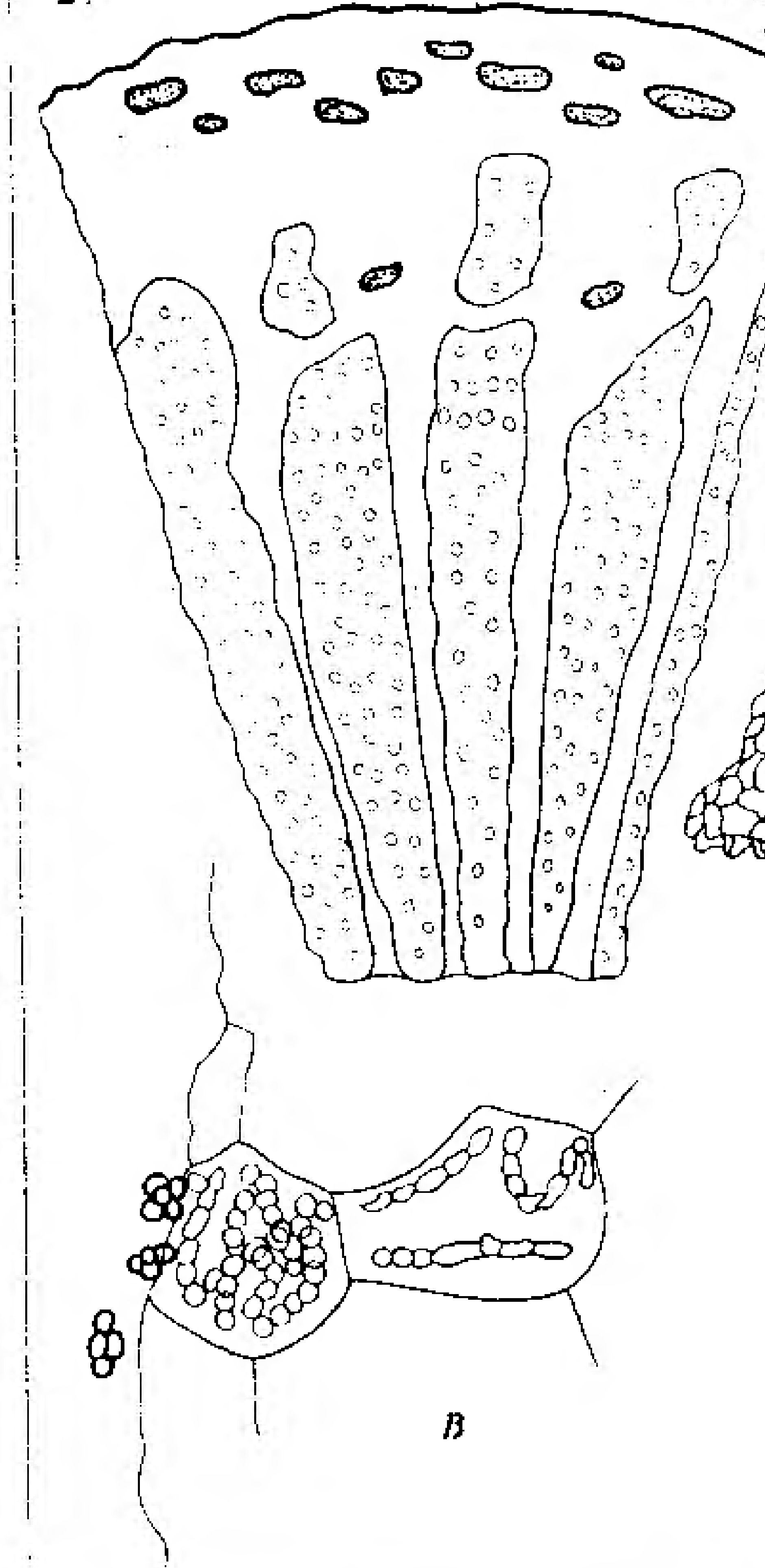
5.



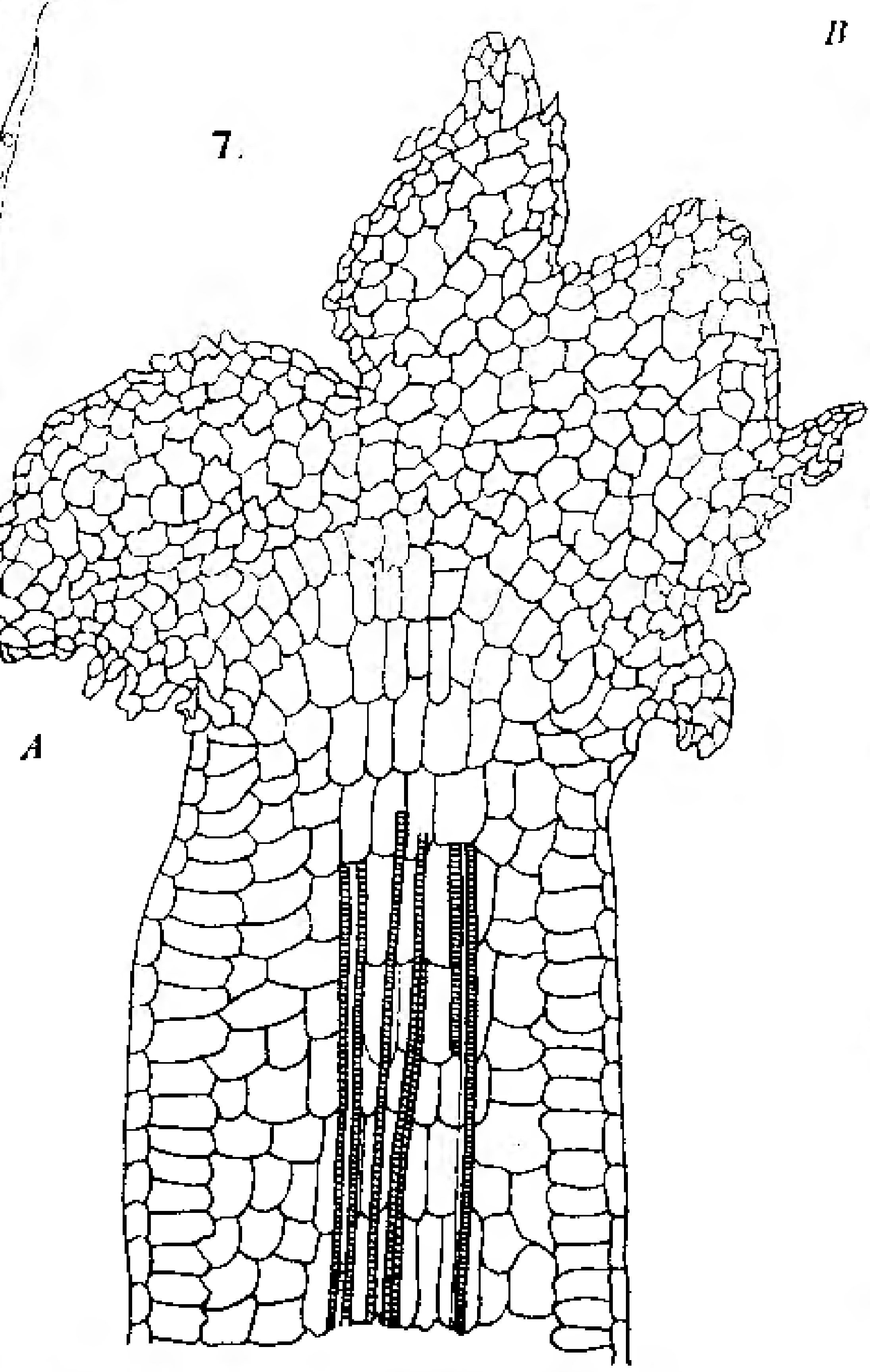
6.



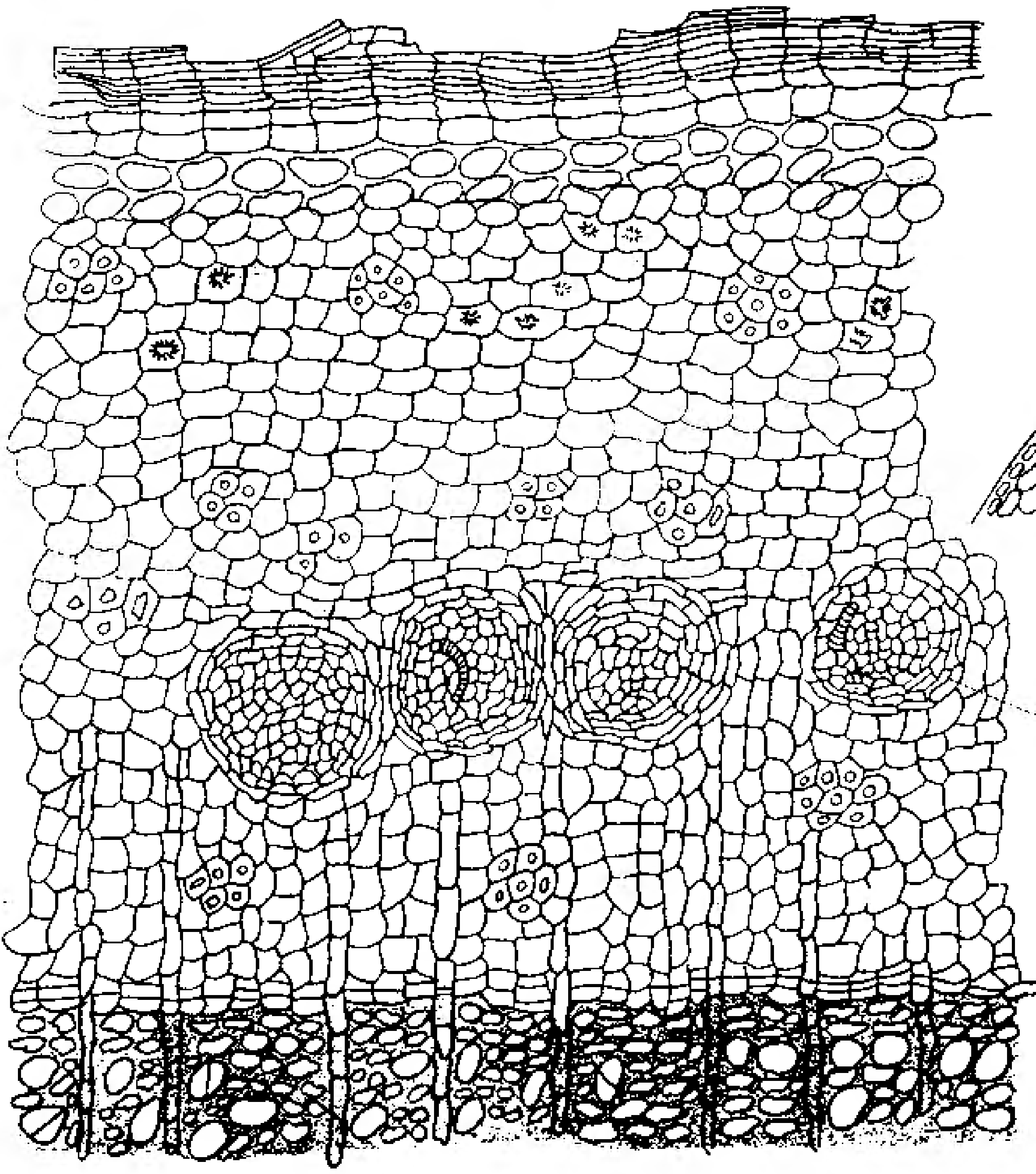
2.



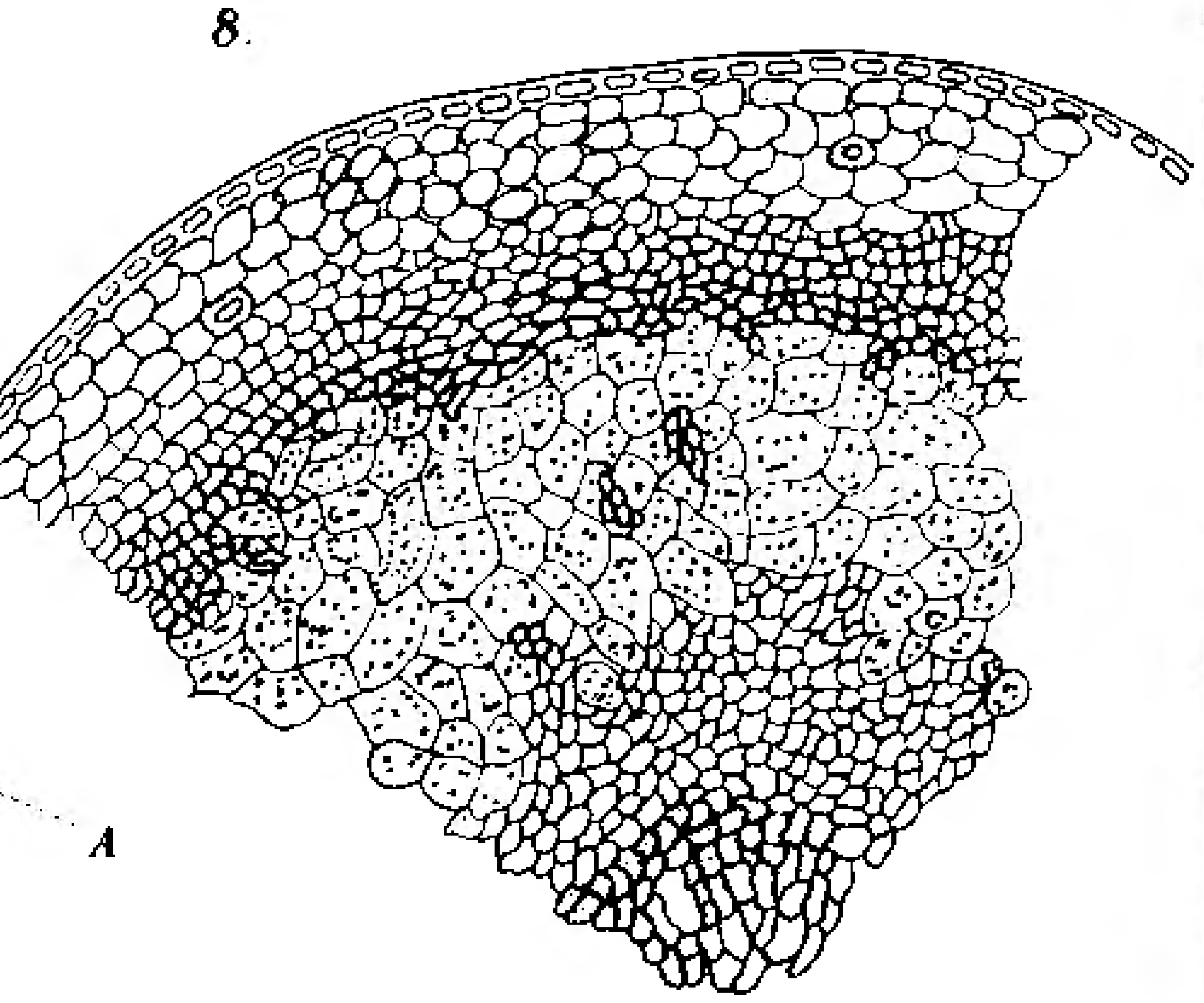
7.



4.



8.

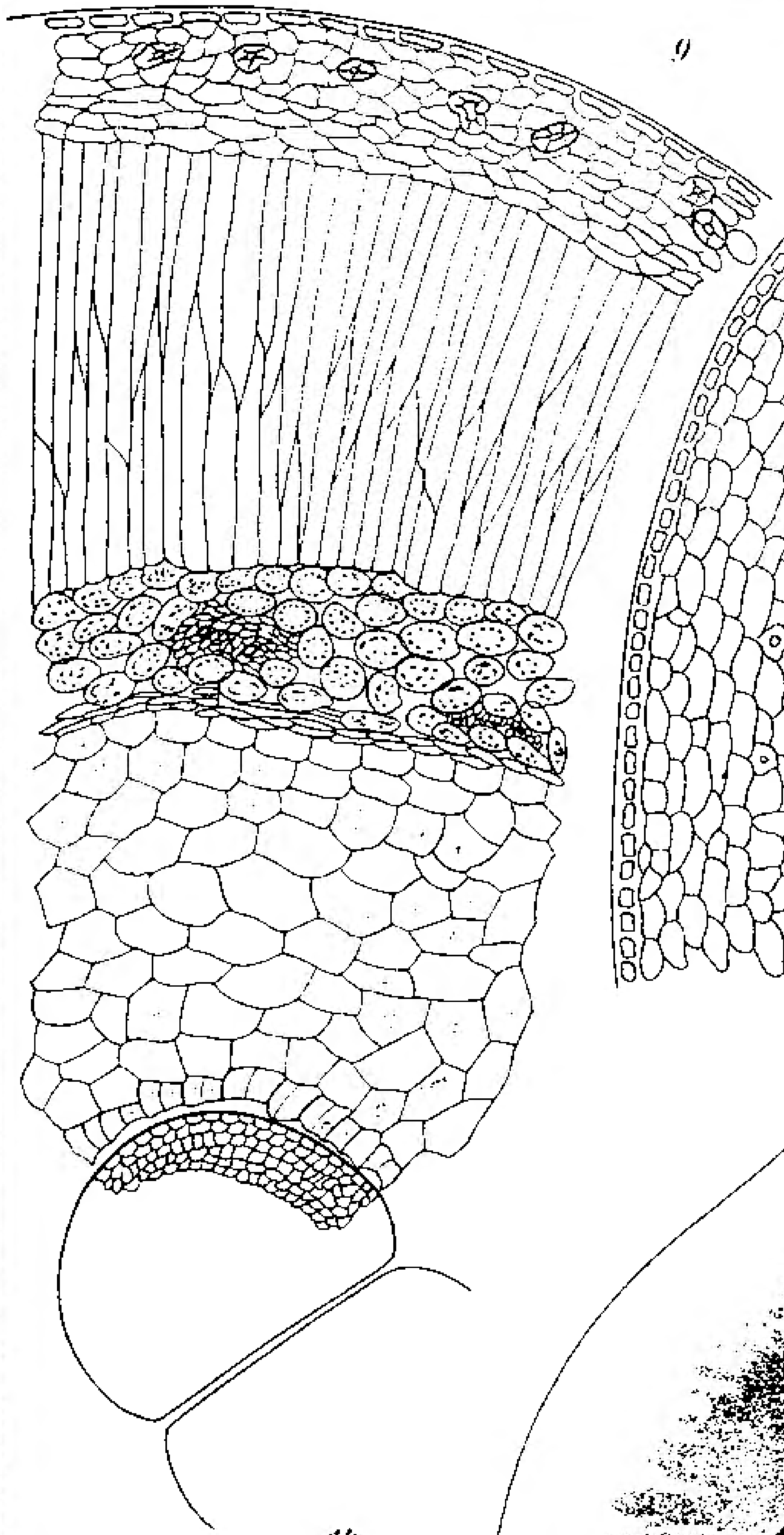


Reiche gez.

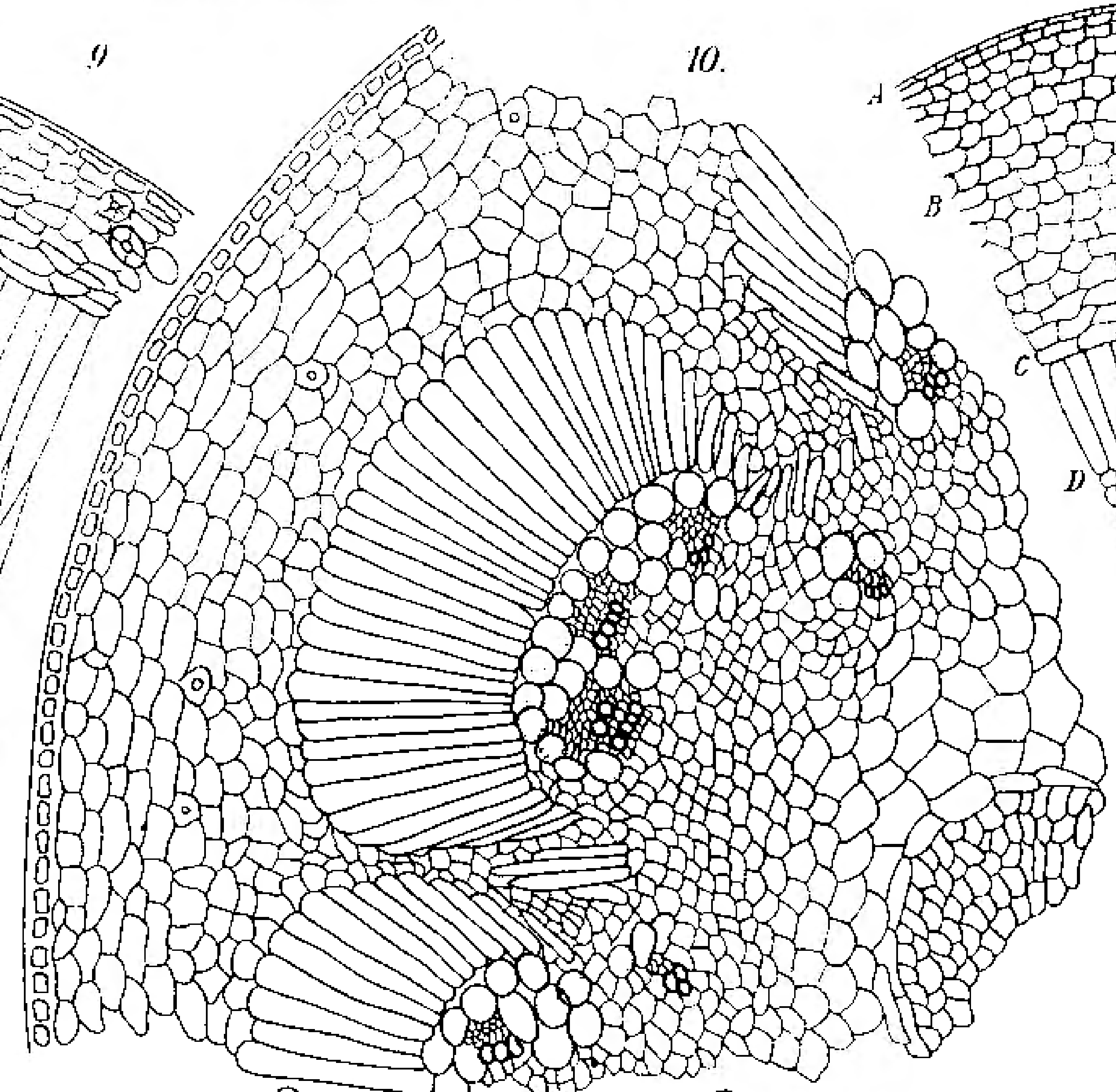
Verlag von **Gustav Fischer** in Jena

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

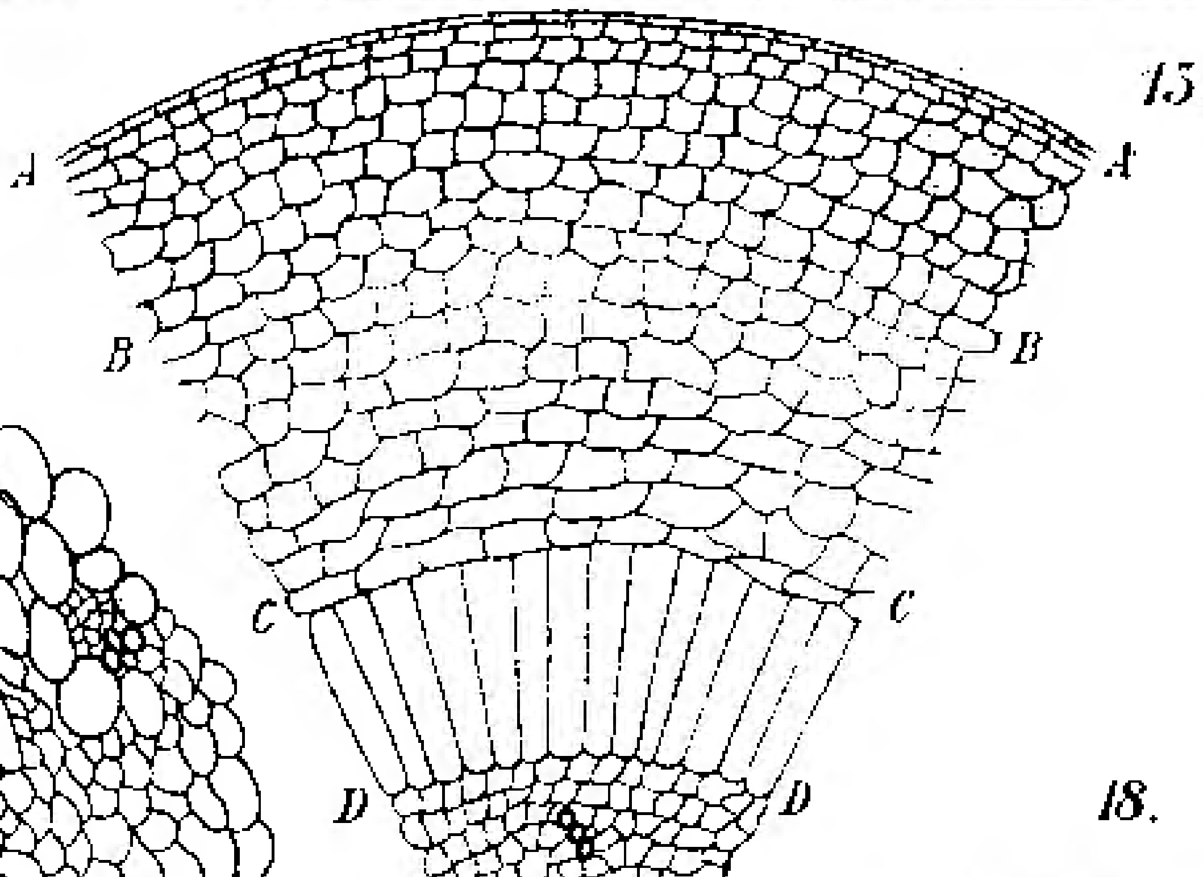
9.



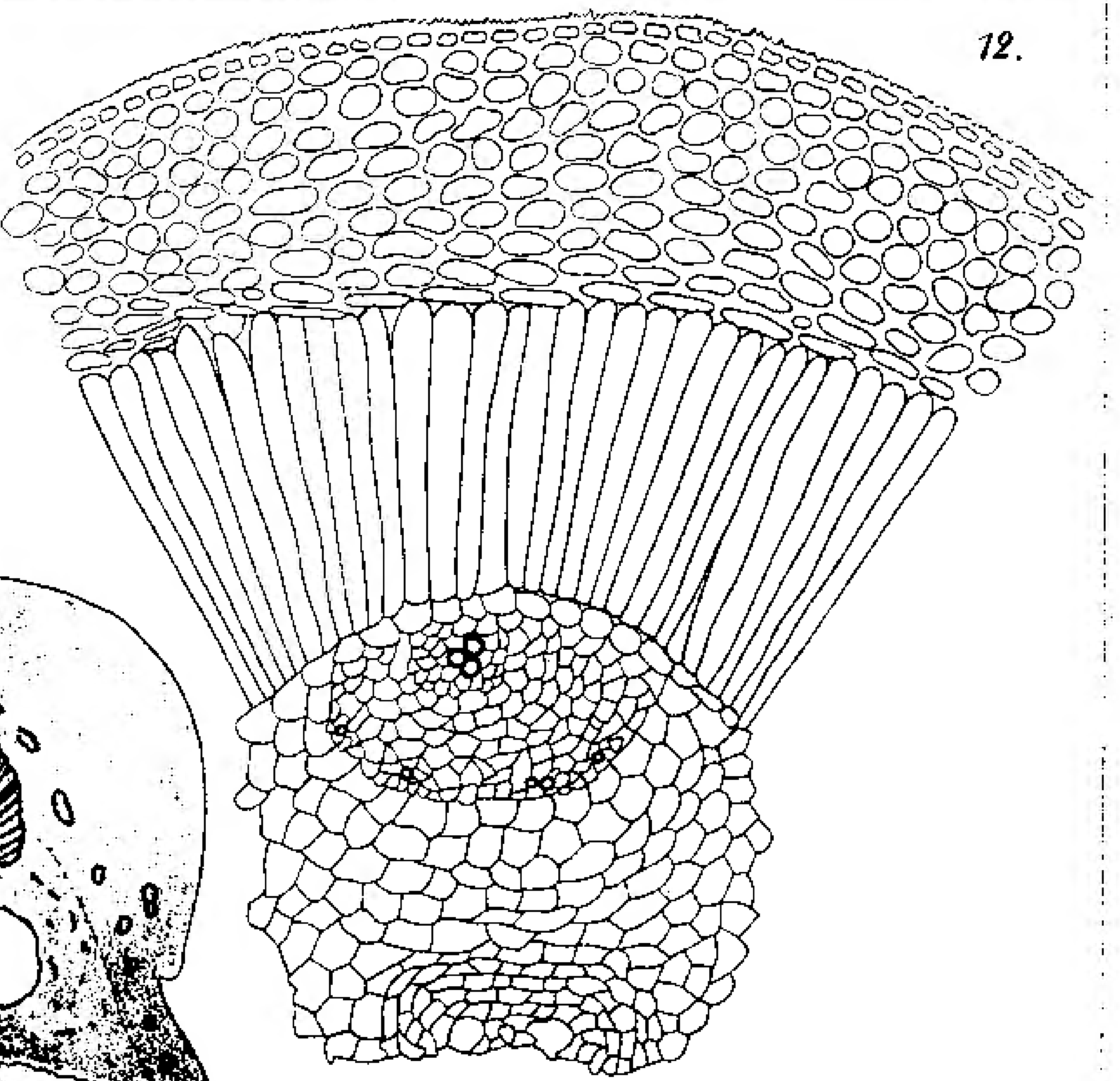
10.



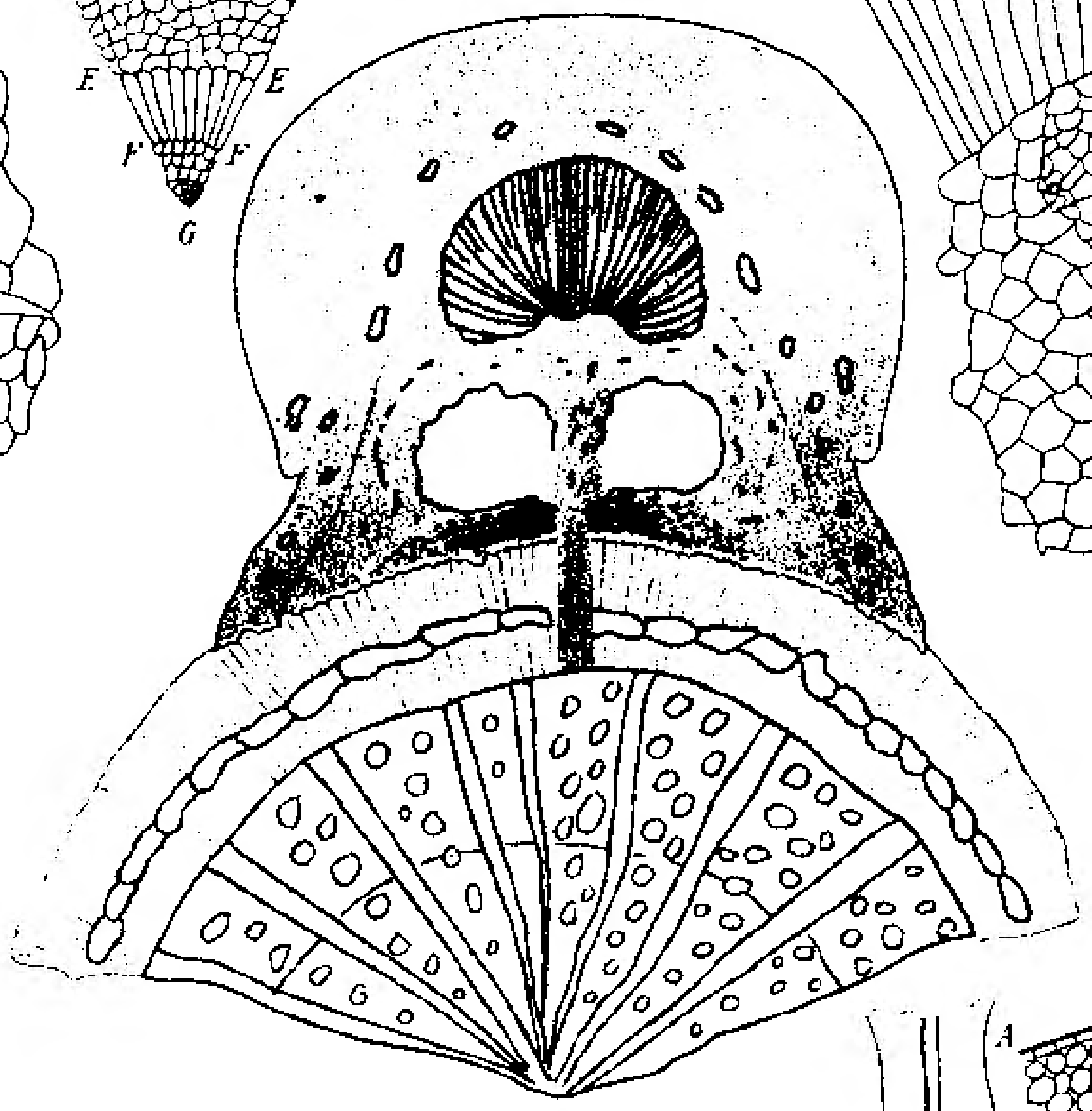
13.


A
A
B
B
C
C
D
D
E
E
F
F
G

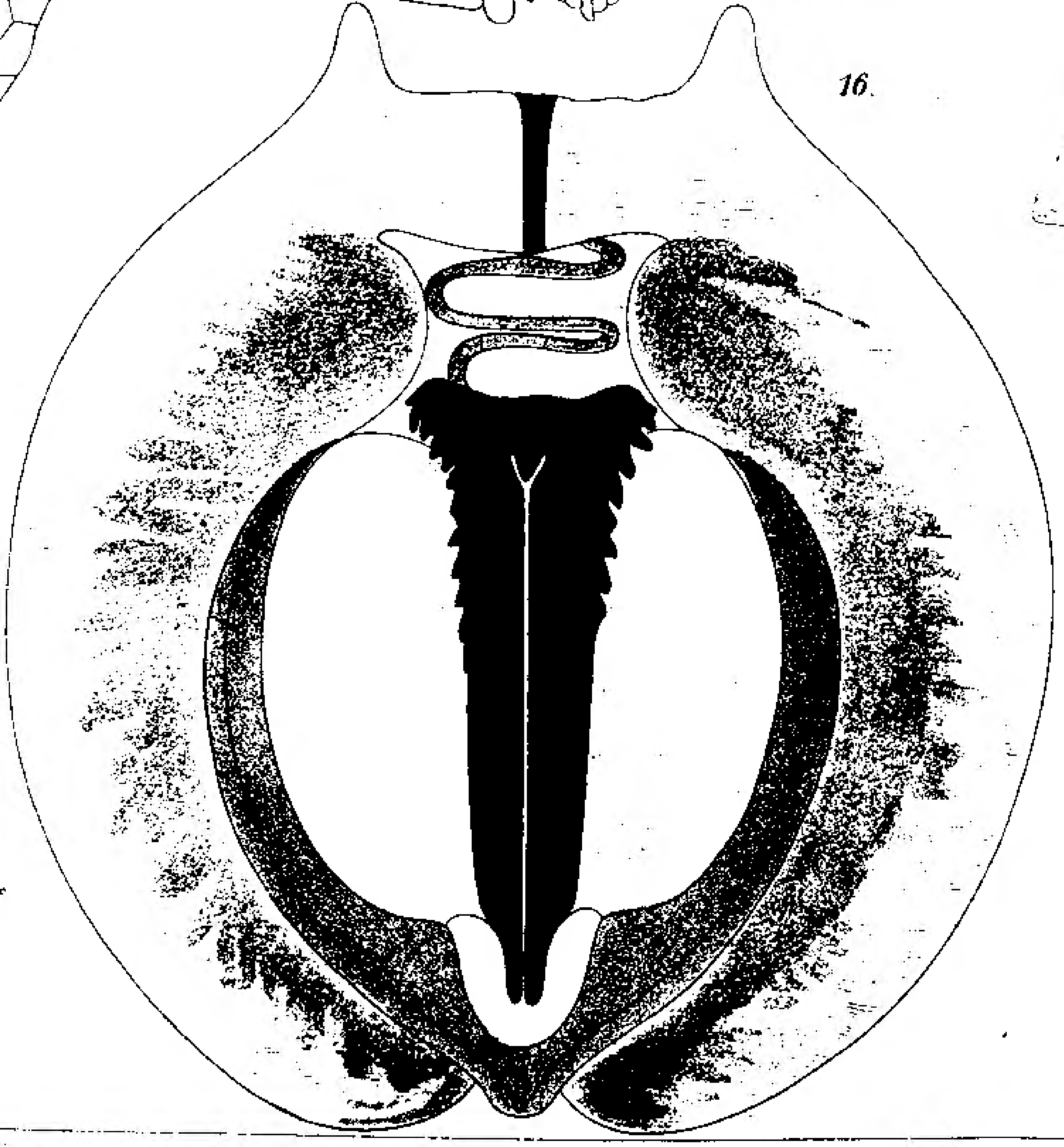
12.



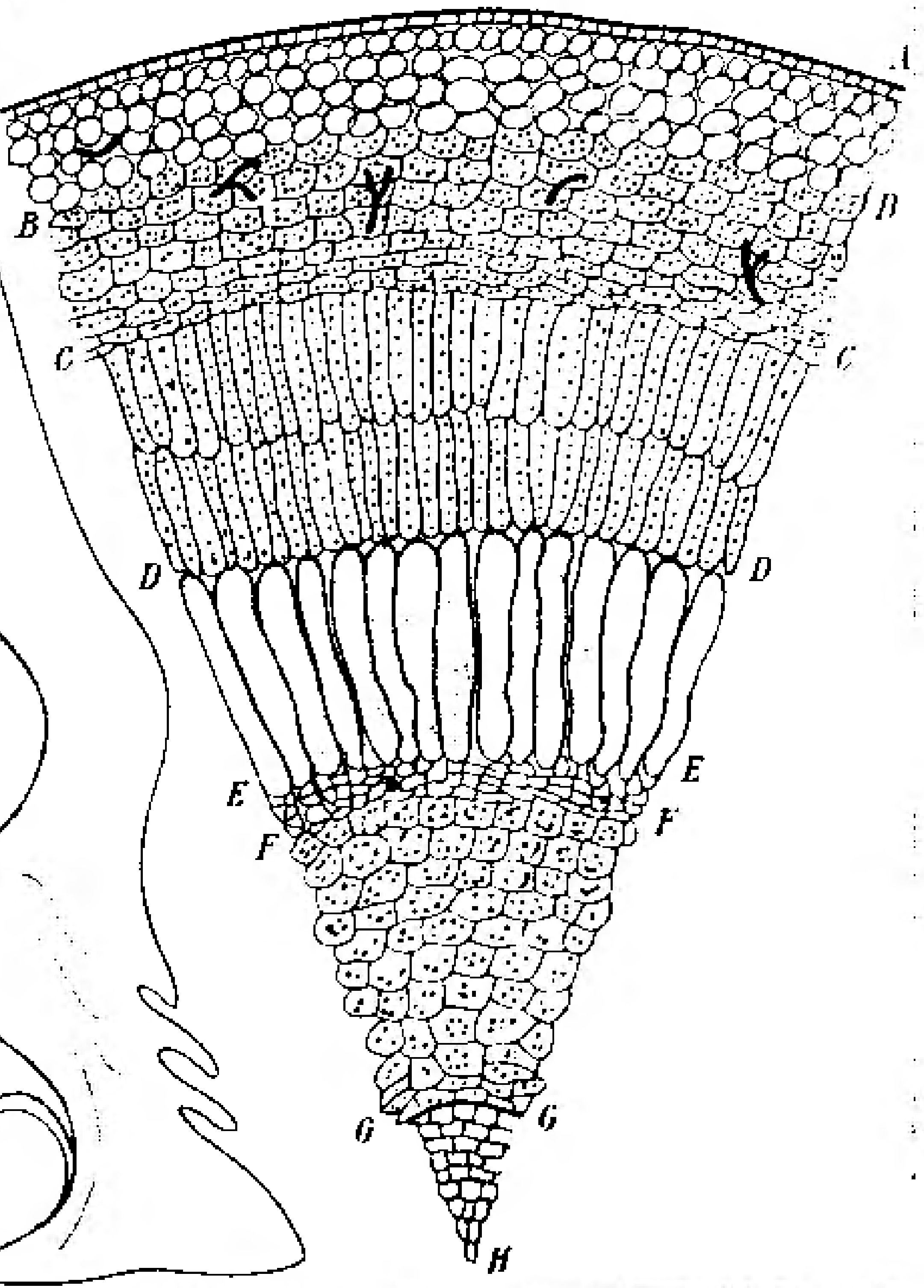
18.



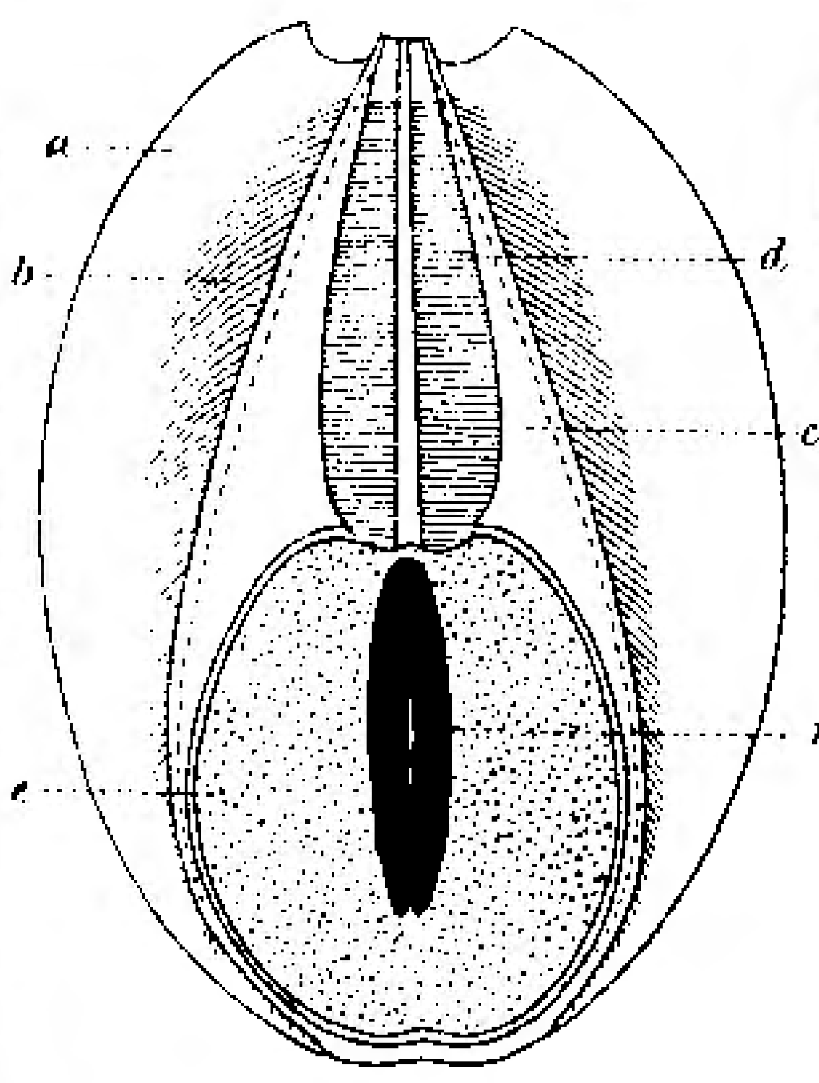
16.



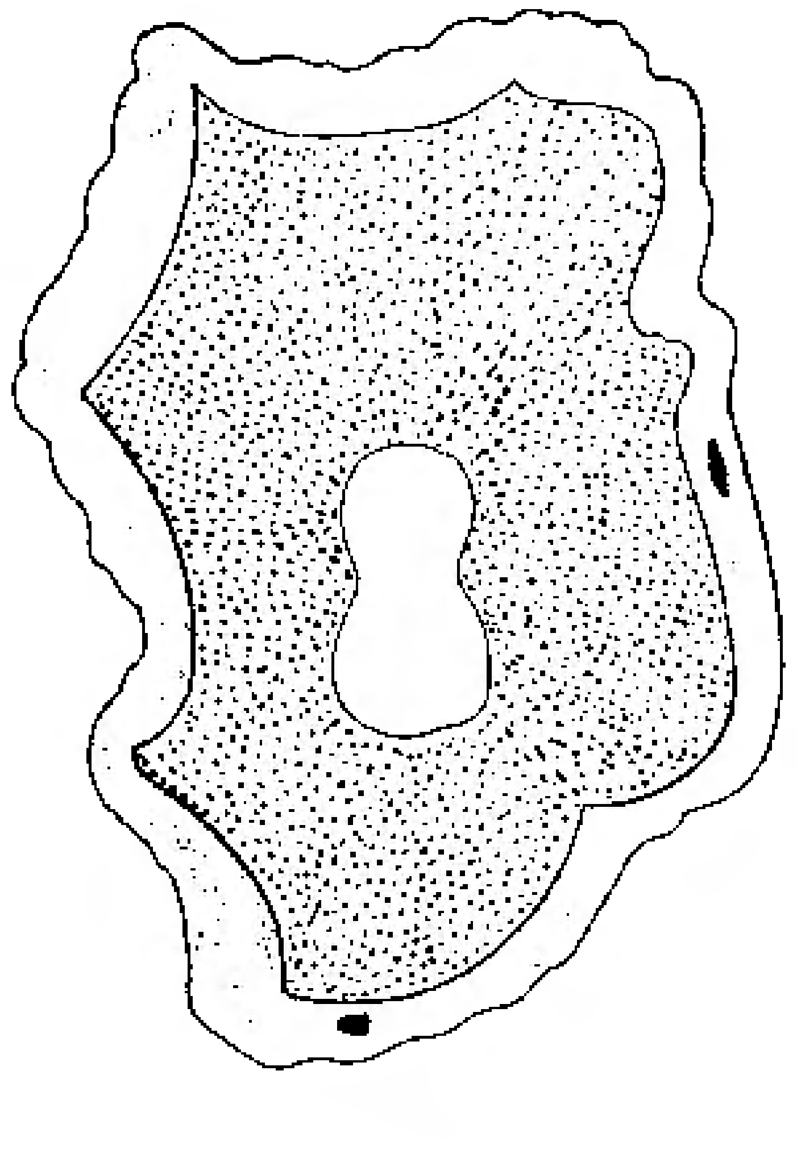
11.


A
A
B
B
C
C
D
D
E
E
F
F
G
G
H

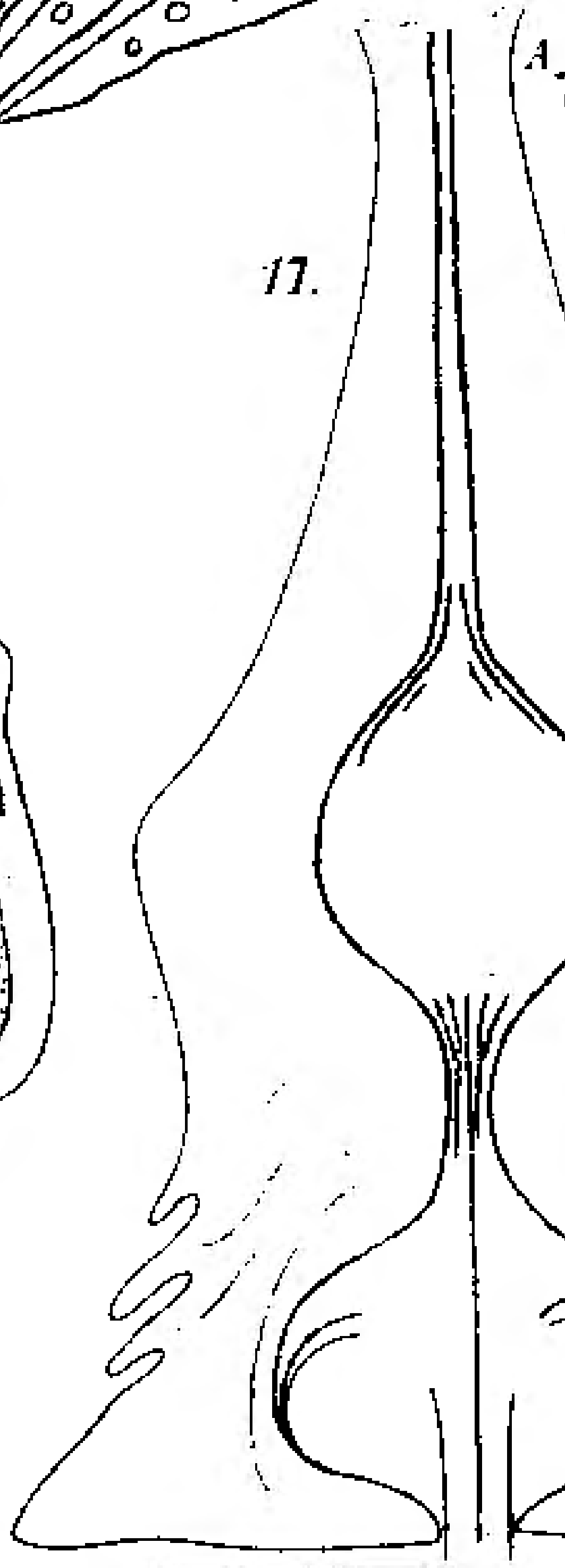
14.



15.



17.



Reiche gez.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt Jena

**Verlag von Gustav Fischer in Jena.**

# VEGETATIONSBILDER

herausgegeben von

**Dr. G. Karsten**
Professor an der Universität Bonn

**Dr. H. Schenck**
Professor an der Techn. Hochschule Darmstadt.

Unter dem Namen „Vegetationsbilder“ erscheint hier eine Sammlung von Lichtdrucken, die nach sorgfältig ausgewählten photographischen Vegetationsaufnahmen hergestellt sind. Verschiedenartige Pflanzenformationen und Genossenschaften möglichst aller Teile der Erdoberfläche in ihrer Eigenart zu erfassen, charakteristische Gewächse, welche der Vegetation ihrer Heimat ein besonderes Gepräge verleihen, und wichtige ausländische Kulturpflanzen in guter Darstellung wiederzugeben, ist die Aufgabe, welche die Herausgeber sich gestellt haben.

Der Preis für das Heft von 6 Tafeln ist auf 2,50 Mark festgesetzt worden unter der Voraussetzung, daß alle Hefte einer Reihe bezogen werden. Einzelne Hefte werden mit 4 Mark berechnet.

**Inhalt der Ersten Reihe:**

| | |
|---|---|
| Erstes Heft. | H. Schenck: Südbrasilien. |
| Zweites Heft. | G. Karsten: Malayischer Archipel. |
| Drittes Heft. | H. Schenck: Tropische Nutzpflanzen. |
| Viertes Heft. | G. Karsten: Mexikanischer Wald der Tropen und Subtropen. |
| Fünftes Heft. | A. Schenck: Südwest-Afrika. |
| Sechstes Heft. | G. Karsten: Monokotylenbäume. |
| Siebentes Heft. | H. Schenk: Strandvegetation Brasiliens. |
| Achtes Heft. | G. Karsten u. E. Stahl: Mexikanische Kakteen, Agaven und Bromeliaceen-Vegetation. |

**Inhalt der Zweiten Reihe:**

| | |
|---|---|
| Erstes Heft. | E. Ule: Epiphyten des Amazonasgebietes. |
| Zweites Heft. | G. Karsten: Die Mangrove-Vegetation. |
| Drittes und Viertes Heft. | E. Stahl: Mexikanische Nadelhölzer und Mexikanische Xerophyten. |
| Fünftes bis Siebentes Heft. | L. Klein: Charakterbilder mitteleuropäischer Waldbäume I. |
| Achtes Heft. | G. Schweinfurth u. Ludwig Diels: Vegetationstypen aus der Kolonie Eritrea. |

**Inhalt der Dritten Reihe:**

| | |
|---|---|
| Erstes Heft. | E. Ule: Blumengärten der Ameisen am Amazonenstrome. |
| Zweites Heft. | Ernst A. Bessey: Vegetationsbilder aus Russisch Turkestan. |
| Drittes Heft. | M. Büsgen u. W. Busse: Vegetationsbilder aus Mittel- und Ost-Java. |
| Viertes Heft. | H. Schenck: Mittelmeerbäume. |
| Fünftes Heft. | R. v. Wettstein: Sokótra. |
| Sechstes Heft. | Emerich Zederbauer: Vegetationsbilder aus Kleinasien. |
| Siebentes u. Achtes Heft. | Johs. Schmidt: Vegetationstypen von der Insel Koh Chang im Meerbusen von Siam. |

**Inhalt der Vierten Reihe:**

| | |
|---|---|
| Erstes Heft. | E. Ule: Ameisenpflanzen des Amazonasgebietes. |
| Zweites Heft. | Walter Busse: Das südliche Togo. |
| Drittes und Viertes Heft. | Carl Skottsberg: Vegetationsbilder aus Feuerland, von den Falklandinseln und von Südgeorgien. |
| Fünftes Heft. | W. Busse: Westafrikanische Nutzpflanzen. |
| Sechstes Heft. | F. Börgesen: Algenvegetationsbilder von den Küsten der Färöer. |
| Siebentes Heft. | Ant. Purpus u. Carl Alb. Purpus: Arizona. |
| Achtes Heft. | A. Th. Fleroff: Wasser- und Bruchvegetation aus Mittelrußland. |

**Inhalt der Fünften Reihe:**

| | |
|---|---|
| Erstes und Zweites Heft. | M. Koernicke und F. Roth: Eifel und Venn. |
| Drittes bis Fünftes Heft. | Richard Pohle: Vegetationsbilder aus Nordrußland. |